

El gen egoísta

Las bases biológicas de nuestra conducta

Richard Dawkins

Biblioteca
Científica
Salvat

El gen egoísta

Las bases biológicas de nuestra conducta

Richard Dawkins

SALVAT

Versión española de la primera edición inglesa de la obra, *The selfish gene* de Richard Dawkins y publicada por Oxford University Press.

Traducción de Juana Robles Suárez

ISBN 84-345-8246-5 Obra completa
ISBN 84-345-8363-1
Depósito legal: NA. 1289-1985
Publicado por Salvat Editores, S.A., Mallorca, 41-49 - Barcelona
Impreso por Gráficas Estella. Estella (Navarra)
Printed in Spain

PRÓLOGO

A pesar de que los chimpancés y los seres humanos comparten, aproximadamente, el 99,5 % de su historia evolutiva, la mayoría de nosotros pensamos que el chimpancé es un fenómeno curioso, deforme e irrelevante, en tanto que nos consideramos a nosotros mismos como escalones hacia el Todopoderoso. Un evolucionista no puede pensar así. No existen bases objetivas que permitan situar en un nivel más elevado a una especie que a otra. Tanto los chimpancés como los seres humanos, los lagartos y los hongos, hemos evolucionado durante cerca de tres mil millones de años en un proceso conocido como selección natural. Dentro de cada especie algunos individuos dejan más descendencia que otros, de tal manera que los rasgos hereditarios (genes) de aquellos que han tenido éxito como reproductores llegan a ser más numerosos en la siguiente generación. En esto consiste la selección natural: en la reproducción diferencial de genes no sometida al azar. La selección natural nos ha hecho tal como somos, y es el proceso que debemos comprender si deseamos entender nuestras propias identidades.

La teoría de la evolución de Darwin, basada en la selección natural, aun cuando es primordial para el estudio del comportamiento humano (especialmente si va unida a la genética de Mendel), ha sido excesivamente desatendida. Dentro del campo de las ciencias sociales se han realizado grandes esfuerzos para interpretar el mundo social y psicológico desde una perspectiva predarwiniana y premendeliana. Han sido asombrosos, incluso en el campo de la biología, el abandono

y el uso erróneo de la teoría darwiniana. Cualesquiera que sean las razones para que se haya seguido este extraño rumbo, existe la evidencia de que esta situación está llegando a su fin. La gran obra de Darwin y de Mendel ha sido propagada por un creciente número de investigadores y principalmente por R. A. Fisher, W. D. Hamilton, G. C. Williams y J. Maynard Smith. Y ahora, por primera vez, este importante conjunto de teorías sociales basadas en la selección natural, es presentado de una forma simple y al alcance de todos los lectores por Richard Dawkins.

Dawkins aborda, uno a uno, los temas principales de los nuevos trabajos en el campo de la teoría social: los conceptos de comportamiento altruista y comportamiento egoísta, la definición genética del egoísmo, la evolución del comportamiento agresivo, la teoría del parentesco (incluyendo las relaciones entre padres e hijos y la evolución de los insectos gregarios), la teoría del coeficiente sexual, el altruismo recíproco, el engaño, y la selección natural de las diferencias sexuales. Con la confianza derivada del dominio de la teoría fundamental, Dawkins expone los nuevos trabajos con admirable claridad y excelente estilo. Poseedor de amplios conocimientos biológicos, ofrece al lector una muestra de la rica y fascinante literatura que existe sobre este tema. Cuando el autor difiere de algún trabajo publicado (como lo hace al criticar un error por mí cometido) da, casi invariablemente, en el blanco. Dawkins se esfuerza, asimismo, en poner de manifiesto la lógica empleada en sus argumentos de tal manera que el lector, aplicando el método lógico que le ha sido señalado, pueda ampliar los razonamientos (y, si así fuese necesario, rebatir al mismo Dawkins). Los razonamientos planteados se proyectan en varias direcciones. Citemos un ejemplo: si (según argumenta Dawkins) el engaño es fundamental en la comunicación animal, entonces debe existir una rigurosa selección destinada a detectar el engaño y ello implica, a su vez, una selección que favorezca el autoengaño permitiendo que algunos hechos y motivos permanezcan en la esfera de la inconsciencia para no traicionar

mediante las sutiles señales del conocimiento de sí mismos, el engaño que se esté cometiendo. Así, el punto de vista convencional, que afirma que la selección natural favorece los sistemas nerviosos que producen imágenes cada vez más precisas del mundo, es una concepción muy ingenua de la evolución mental.

Los recientes progresos experimentados en teoría social han tenido la importancia suficiente como para generar una corriente menor de actividad contrarrevolucionaria. Se ha argumentado, por ejemplo, que el progreso reciente es, en realidad, parte de una conspiración cíclica destinada a impedir el desarrollo social haciendo que tal desarrollo parezca genéticamente imposible. Con el fin de provocar la impresión de que la teoría social darwiniana es reaccionaria en cuanto a sus implicaciones políticas, se han elaborado y combinado reflexiones débiles ineficaces similares a la anteriormente expuesta. Dichos planteamientos se hallan muy alejados de la verdad. Fisher y Hamilton han establecido, por primera vez, la igualdad genética de los sexos. Los datos teóricos y cuantitativos obtenidos mediante la observación de los insectos gregarios demuestran que no existe una tendencia inherente en los padres a dominar a sus hijos (o viceversa). Y los conceptos de «inversión parental» y de «elección femenina» proporcionan una base objetiva para considerar las diferencias sexuales, y constituyen un considerable avance sobre los esfuerzos populares por enraizar las capacidades y los derechos de las mujeres en el inútil pantano de la identidad biológica. En resumen, la teoría social darwiniana nos permite vislumbrar la lógica y la simetría subyacentes a las relaciones humanas, lo cual, al ser comprendido con mayor plenitud por nosotros mismos, revitalizará nuestra comprensión política y nos otorgará el apoyo intelectual para una ciencia y una medicina de la psicología. Al mismo tiempo debiera otorgarnos, también, una comprensión más profunda de los diversos orígenes de nuestros sufrimientos.

ROBERT L. TRIVERS

Harvard University

Versión española de la nueva edición inglesa de la obra *The selfish gene,* publicada por Oxford University Press
Traducción: Juana Robles Suárez
José Tola Alonso Diseño de cubierta: Ferran Caites / Montse Plass

ISBN: 84-345-8880-3 (Obra completa)
ISBN: 84-345-8885-4 (Volumen 5)
Depósito Legal: B-26328-1993
Publicada por Salvat Editores, S.A., Barcelona
Impresa por Printer, i.g.s.a., Agosto 1993
Printed in Spain

CONTENIDO

PREFACIO A LA EDICIÓN DE 1976

El presente libro debiera ser leído casi como si se tratase de ciencia-ficción. Su objetivo es apelar a la imaginación. Pero esta vez es ciencia. «Más extraño que la ficción» podrá ser o no una frase gastada; sirve, no obstante, para expresar exactamente cómo me siento respecto a la verdad. Somos máquinas de supervivencia, vehículos autómatas programados a ciegas con el fin de preservar las egoístas moléculas conocidas con el nombre de genes. Ésta es una realidad que aún me llena de asombro. A pesar de que lo sé desde hace años, me parece que nunca me podré acostumbrar totalmente a la idea. Una de mis esperanzas es lograr cierto éxito en provocar el mismo asombro en los demás.

Tres lectores imaginarios miraron sobre mi hombro mientras escribía y ahora les dedico el libro a ellos. El primero fue el lector general, el profano en la materia. En consideración a él he evitado, casi en su totalidad, el vocabulario especializado y cuando me he visto en la necesidad de emplear términos de este tipo, los he definido. Me pregunto por qué no censuramos, asimismo, la mayor parte de nuestro vocabulario especializado en nuestras revistas científicas. He supuesto que el lector profano carece de conocimientos especiales, pero no he dado por sentado que sea estúpido. Cualquiera puede difundir los conocimientos científicos si simplifica al máximo. Me he esforzado por tratar de divulgar algunas nociones sutiles y complicadas en lenguaje no matemático, sin por ello perder su esencia. No sé hasta qué punto lo he logrado, ni tampoco el éxito obtenido en otra de mis ambiciones: tratar de que el presente libro sea tan entretenido y absorbente como merece su tema. Durante mucho tiempo he sentido que la biología debiera ser tan emocionante como una novela de misterio, ya que la biología es, exactamente, una novela de misterio. No me atrevo a albergar la esperanza de haber logrado comunicar más que una pequeña fracción de la excitación que esta materia ofrece.

El experto fue mi segundo lector imaginario. Ha sido un crítico severo que contenía vivamente el aliento ante algunas de mis analogías y formas de expresión. Las frases favoritas de este lector son: «con excepción de», «pero, por otra parte», y «¡uf!». Lo escuché con atención, y hasta rehice completamente un capítulo en consideración a él, pero al fin he tenido que contar la historia a mi manera. El experto aún no quedará del todo satisfecho con mis soluciones. Sin embargo, mi mayor esperanza radica en que aun él encontrará algo nuevo; una manera distinta de considerar conceptos familiares, quizás, o hasta el estímulo para concebir nuevas ideas propias. Si ésta es una aspiración demasiado elevada, ¿puedo, al menos, esperar que el libro lo entretendrá durante un viaje en tren?

El tercer lector en quien pensé fue el estudiante, aquel que está recorriendo la etapa de transición entre el profano y el experto. Si aún no ha decidido en qué campo desea ser un experto, espero estimularlo a que considere, una vez más, mi propio campo, el de la

zoología. Existe una razón mejor para estudiar zoología que el hecho de considerar su posible «utilidad» o la de sentir una simpatía general hacia los animales. Esta razón es que nosotros, los animales, somos el mecanismo más complicado y más perfecto en cuanto a su diseño en el universo conocido. Al plantearlo de esta manera es difícil comprender el motivo por el cual alguien estudia otra materia. Respecto al estudiante que ya se ha comprometido con la zoología, espero que mi libro pueda tener algún valor educativo. Se verá obligado a recorrer con esfuerzo los documentos originales y los libros técnicos en los cuales se ha basado mi planteamiento. Si encuentra que las fuentes originales son difíciles de asimilar, quizá mi interpretación, que no emplea métodos matemáticos, le sea de ayuda, aceptándola como una introducción, o bien como un texto auxiliar.

Son obvios los peligros que entraña el intento de llamar la atención a tres tipos distintos de lector. Sólo puedo expresar que he sido muy consciente de estos peligros, pero también me pareció que los superaban las ventajas que ofrecía el intento.

Soy un etólogo, y este libro trata del comportamiento de los animales. Es evidente mi deuda a la tradición etológica en la cual fui educado. Debo mencionar, en especial, a Niko Tinbergen, quien desconoce hasta qué punto fue grande su influencia sobre mí durante los doce años en que trabajé bajo sus órdenes en Oxford. El término «máquina de supervivencia», aun cuando en realidad no le pertenece, bien podría ser suyo. La etología se ha visto recientemente fortalecida por una invasión de ideas nuevas provenientes de fuentes no consideradas, tradicionalmente, como etológicas. El presente libro se basa, en gran medida, en estas nuevas ideas. Sus creadores son reconocidos en los pasajes adecuados del texto; las figuras sobresalientes son G. G. Williams, J. Maynard Smith, W. D. Hamilton y R. L. Trivers.

Varias personas sugirieron para el libro títulos que yo he utilizado, con gratitud, como títulos de diversos capítulos: «Espirales inmortales», John Krebs; «La máquina de genes», Desmond Morris; "Gen y parentesco" («Genesmanship», palabra compuesta de *genes* = genes; *man* = hombre y la partícula *ship* que podríamos traducir como afinidad), Tim Clutton-Brock y Jean Dawkins, independientemente, y ofreciendo mis disculpas a Stephen Potter.

Los lectores imaginarios pueden servir como objetivos de meritorias esperanzas y aspiraciones, pero su utilidad práctica es menor que la ofrecida por verdaderos lectores y críticos. Soy muy aficionado a las revisiones y he sometido a Marian Dawkins a la lectura de incontables proyectos y borradores de cada página. Sus considerables conocimientos de la literatura sobre temas biológicos y su comprensión de los problemas teóricos, junto con su ininterrumpido estímulo y apoyo moral, han sido esenciales para mí. John Krebs también leyó la totalidad del libro en borrador. Conoce el tema mejor que yo, y ha sido magnánimo y generoso en cuanto a sus consejos y sugerencias. Glenys Thomson y Walter Bodmer criticaron, de manera bondadosa pero enérgica, el tratamiento que yo hago de los tópicos genéticos. Temo que la revisión que he efectuado aún pueda no satisfacerles, pero tengo la esperanza de que lo encontrarán algo mejor. Les estoy muy agradecido por el tiempo que me han dedicado y por su paciencia. John Dawkins empleó su certera visión para detectar frases ambiguas que podían inducir a error y ofreció

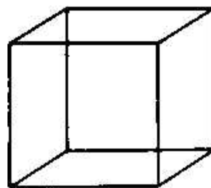
excelentes y constructivas sugerencias para expresar con palabras más adecuadas los mismos conceptos. No hubiese podido aspirar a un «profano inteligente» más adecuado que Maxwell Stamp. Su perceptivo descubrimiento de una importante falla general en el estilo del primer borrador ayudó mucho en la redacción de la versión final. Otros que efectuaron críticas constructivas a determinados capítulos, o en otros aspectos otorgaron su consejo de expertos, fueron John Maynard Smith, Desmond Morris, Tom Maschler, Nick Blurton Jones, Sarah Kettlewell, Nick Humphrey, Tim Glutton-Brock, Louise Johnson, Christopher Graham, Geoff Parker y Robert Trivers. Pat Searle y Stephanie Verhoeven no sólo mecanografiaron con habilidad sino que también me estimularon, al parecer que lo hacían con agrado. Por último, deseo expresar mi gratitud a Michael Rodgers de la Oxford University Press, quien, además de criticar, muy útilmente, el manuscrito, trabajó mucho más de lo que era su deber al atender a todos los aspectos de la producción de este libro.

RICHARD DAWKINS

PREFACIO A LA EDICIÓN DE 1989

En la docena de años transcurridos desde la publicación de *El gen egoísta,* su mensaje central se ha transformado en ortodoxia en los libros de texto. Esto es paradójico, si bien no de manera obvia. No fue uno de esos libros tachados de revolucionarios cuando se publican y que van ganando conversos poco a poco hasta convertirse en tan ortodoxo que ahora nos preguntamos el porqué de la protesta. Por el contrario, al principio las críticas fueron gratificantemente favorables y no se consideró un libro controvertido. Con el tiempo aumentó su fama de conflictivo, y hoy día suele considerarse una obra radicalmente extremista. Sin embargo, al mismo tiempo que ha aumentado *su fama* de radical, el *contenido* real del libro parece cada vez menos extremista, más y más moneda corriente.

La teoría del gen egoísta es la teoría de Darwin, expresada de una manera que Darwin no eligió pero que me gustaría pensar que él habría aprobado y le habría encantado. Es de hecho una consecuencia lógica del neo-darwinismo ortodoxo, pero expresado mediante una imagen nueva. Más que centrarse en el organismo individual, adopta el punto de vista del gen acerca la naturaleza. Se trata de una forma distinta de ver, no es una teoría distinta. En las páginas introductorias de *The Extended Phenotype* lo expliqué utilizando la metáfora del cubo de Necker.



Se trata de un dibujo bidimensional, trazado con tinta sobre papel, pero se percibe como un cubo transparente tridimensional. Mírelo unos pocos segundos y cambiará para orientarse en una dirección diferente. Continúe mirándolo y volverá a tener el cubo original. Ambos cubos son igualmente compatibles con los datos bidimensionales de la retina, de modo que el cerebro los alterna caprichosamente. Ninguno es más correcto que el otro. Mi punto de vista fue que existen dos caminos de considerar la selección natural, la aproximación desde el punto de vista del gen y la aproximación desde el individuo. Entendidos apropiadamente son equivalentes, son dos visiones de la misma verdad. Podemos saltar de uno al otro y será todavía el mismo neo-darwinismo.

Pienso ahora que esta metáfora fue demasiado cautelosa. Más que proponer una nueva teoría o descubrir un nuevo hecho, con frecuencia la contribución más importante que puede hacer un científico es descubrir una nueva manera de ver las antiguas teorías y hechos. El modelo del cubo de Necker es erróneo debido a que sugiere que las dos maneras de verlo son igual de buenas. Efectivamente, la metáfora es parcialmente cierta:

“los puntos de vista”, a diferencia de la teorías, no se pueden juzgar mediante experimentos; no podemos recurrir a nuestros criterios familiares de verificación y refutación. Sin embargo, un cambio del punto de vista, en el mejor de los casos, puede lograr algo más elevado que una teoría. Puede conducir a un clima general de pensamiento, en el cual nacen teorías excitantes y comprobables, y se ponen al descubierto hechos no imaginados. La metáfora del cubo de Necker ignora esto por completo. Percibe la idea de un cambio del punto de vista pero falla al hacer justicia a su valor. No estamos hablando de un salto a un punto de vista equivalente sino, en casos extremos, de una transfiguración.

Me apresuraré a afirmar que no incluyo mi modesta contribución en ninguna de estas categorías. Sin embargo, por este tipo de razón prefiero no establecer una separación clara entre la ciencia y su “divulgación”. Exponer ideas que previamente sólo han aparecido en la literatura especializada es un arte difícil. Requiere nuevos giros penetrantes del lenguaje y metáforas reveladoras. Si se impulsa la novedad del lenguaje y la metáfora suficientemente lejos, se puede acabar creando una nueva forma de ver las cosas. Y una nueva forma de ver las cosas, como acabo de argumentar, puede por derecho propio hacer una contribución original a la ciencia. El propio Einstein no estuvo considerado como un divulgador y yo he sospechado con frecuencia que sus vivas metáforas hacen más que ayudarnos al resto de nosotros. ¿No alimentarían también su genio creativo?

El punto de vista del gen acerca del darwinismo está implícito en los escritos de R. A. Fisher y otros grandes pioneros del neo-darwinismo de principios de la década de los años treinta, si bien se hizo explícito en la década de los sesenta de la mano de W. D. Hamilton y G. C. Williams. Para mí su percepción tuvo carácter visionario. Sin embargo, encontré que sus expresiones eran demasiado lacónicas, no suficientemente asimilables. Estaba convencido de que una versión ampliada y desarrollada podía poner en su sitio todas las cosas referentes a la vida, tanto en el corazón como en la mente. Escribiría un libro acerca del punto de vista del gen con respecto a la evolución. Debería concentrar sus ejemplos en el comportamiento social para ayudar a corregir el inconsciente seleccionismo de grupo que pervivía en el darwinismo popular. Empecé el libro en 1972, cuando los cortes de corriente resultantes de los conflictos en la industria interrumpían mis investigaciones en el laboratorio. Por desgracia (desde este punto de vista) los apagones acabaron después de haber redactado únicamente dos capítulos, y arrinconé el proyecto hasta que disfruté de un año sabático en 1975. Mientras tanto, la teoría se había propagado de manera notable gracias a John Maynard Smith y Robert Trivers. Ahora veo que era uno de esos períodos misteriosos en los que las nuevas ideas están flotando en el aire. Escribí *El gen egoísta* en algo parecido a un arrebato de excitación.

Cuando Oxford University Press se puso en contacto conmigo para publicar una segunda edición, insistieron en que era inadecuado realizar una revisión exhaustiva convencional página a página. Existen muchos libros que, desde su concepción, están destinados obviamente a tener ediciones sucesivas, pero *El gen egoísta* no era de este tipo. La primera edición se impregnó del frescor de los tiempos en que fue escrita. Se vivían aires de revolución, de un amanecer maravilloso al estilo de Wordsworth. Era una

lástima modificar un hijo de aquellos tiempos, engrosándolo con nuevos hechos o arrugándolo con complicaciones y advertencias. Así pues, el texto original permanecería con sus imperfecciones y sus opiniones sexistas. Las notas finales abarcarían las correcciones, respuestas y desarrollos. Y habría capítulos completamente nuevos sobre temas cuya novedad alimentaría en los nuevos tiempos el amanecer revolucionario. El resultado han sido los capítulos XII y XIII. Para escribirlos me he inspirado en los dos libros aparecidos en este campo que he encontrado más excitantes durante los años transcurridos: *The Evolution of Cooperation,* de Robert Axelrod, que parece ofrecer una cierta esperanza a nuestro futuro, y mi propia obra *The Extended Phenotype,* que me ha absorbido estos años y que probablemente es lo mejor que he escrito nunca.

El título del capítulo XII, “Los buenos chicos acaban primero” está tomado del programa de televisión *Horizon,* de la BBC, que presenté en 1985. Se trataba de un documental de cincuenta minutos acerca de aproximaciones mediante la teoría de juegos a la evolución de la cooperación, producido por Jeremy Taylor. La realización de esta película y de otra, *The Blind Watchmaker,* con la misma productora, hizo que adquiriese un nuevo respeto por estos profesionales de la televisión. Los productores de *Horizon* se vuelven estudiantes expertos avanzados de los temas que tratan. El capítulo XII debe más que su título a mis experiencias trabajando en estrecha colaboración con Jeremy Taylor y su equipo de *Horizon,* y les estoy agradecido por ello.

Recientemente he tenido noticia de un hecho desagradable: existen científicos influyentes que tienen la costumbre de poner sus nombres en publicaciones en cuya elaboración no han tomado parte. Al parecer, algunos científicos de renombre reclaman sus derechos de autor en un trabajo cuando toda su contribución ha consistido en conseguir instalaciones, obtener fondos y realizar una lectura del manuscrito. ¡Por lo que sé, las famas de ciertos científicos se pueden haber cimentado en el trabajo de sus estudiantes y colegas! No se qué se puede hacer para luchar contra esta falta de honradez. Posiblemente los editores de las revistas deberían pedir declaraciones juradas acerca de cuál ha sido la contribución de cada autor. Sin embargo, esto está fuera de lugar. La razón que me ha impulsado a poner de relieve este asunto aquí es el contraste. Helena Cronin ha hecho tanto por mejorar cada línea cada palabra— de los nuevos capítulos de este libro, que si no fuera por su firme rechazo la hubiera mencionado como coautora de los mismos. Le estoy profundamente agradecido y siento que todo mi agradecimiento tenga que limitarse a estas líneas. Doy también las gracias a Mark Ridley, Marian Dawkins y Alan Grafen por sus consejos y su crítica constructiva acerca de aspectos particulares. Thomas Webster, Hilary McGlynn y otras personas de la Oxford University Press toleraron mis caprichos y mis dilaciones.

RICHARD DAWKINS

I. ¿POR QUÉ EXISTE LA GENTE?

La vida inteligente sobre un planeta alcanza su mayoría de edad cuando resuelve el problema de su propia existencia. Si alguna vez visitan la Tierra criaturas superiores procedentes del espacio, la primera pregunta que formularán, con el fin de valorar el nivel de nuestra civilización, será: «¿Han descubierto, ya, la evolución?» Los organismos vivientes han existido sobre la Tierra, sin nunca saber por qué, durante más de tres mil millones de años, antes de que la verdad, al fin, fuese comprendida por uno de ellos. Por un hombre llamado Charles Darwin. Para ser justos debemos señalar que otros percibieron indicios de la verdad, pero fue Darwin quien formuló una relación coherente y valedera del por qué existimos. Darwin nos capacitó para dar una respuesta sensata al niño curioso cuya pregunta encabeza este capítulo. Ya no tenemos necesidad de recurrir a la superstición cuando nos vemos enfrentados a problemas profundos tales corno: ¿Existe un significado de la vida?, ¿por qué razón existimos?, ¿qué es el hombre? Después de formular la última de estas preguntas, el eminente zoólogo G. G. Simpson afirmó lo siguiente: «Deseo insistir ahora en que todos los intentos efectuados para responder a este interrogante antes de 1859 carecen de valor, y en que asumiremos una posición más correcta si ignoramos dichas respuestas por completo.»[1]

En la actualidad, la teoría de la evolución está tan sujeta a dudas como la teoría de que la Tierra gira alrededor del Sol, pero las implicaciones totales de la revolución de Darwin no han sido comprendidas, todavía, en toda su amplitud. La zoología es, hasta el presente, una materia minoritaria en las universidades, y aun aquellos que escogen su estudio a menudo toman su decisión sin apreciar su profundo significado filosófico. La filosofía y las materias conocidas como «humanidades» todavía son enseñadas como si Darwin nunca hubiese existido. No hay duda que esta situación será modificada con el tiempo. En todo caso, el presente libro no tiene el propósito de efectuar una defensa general del darwinismo. En cambio, examinará las consecuencias de la teoría de la evolución con el fin de dilucidar un determinado problema. El propósito de este autor es examinar la biología del egoísmo y del altruismo.

Aparte su interés académico, es obvia la importancia humana de este tema. Afecta a todos los aspectos de nuestra vida social, a nuestro amor y odio, lucha y cooperación, al

---

[1] Algunas personas, incluso las no religiosas, se han ofendido por la cita de Simpson. Estoy de acuerdo en que, al leerla por primera vez, suena terrible mente filistea, torpe e intolerante, un poco como la frase de Henry Ford «la historia es, más o menos, palabrería». Pero en realidad, y dejando a un lado las respuestas religiosas —las conozco, ahórrese los detalles—, si uno piensa hoy en las respuestas predarwinianas a las preguntas «¿qué es el hombre?», «¿existe un significado de la vida?», «¿por qué razón existimos?», ¿se nos ocurre alguna respuesta que tenga valor, excepto por su (considerable) interés histórico? Hay algo que se llama estar, sencillamente, en un error, y eso es lo que fueron todas las respuestas a dichos interrogantes antes de 1859.

hecho de dar y de robar, a nuestra codicia y a nuestra generosidad. Estos aspectos fueron tratados en *Sobre la agresión* de Lorenz, *The Social Contract* de Ardrey y *Love and Hate* de Eibl-Eibesfeldt. El problema con estos libros es que sus autores se equivocaron por completo. Se equivocaron porque entendieron de manera errónea cómo opera la evolución. Supusieron, incorrectamente, que el factor importante en la evolución es el bien de la *especie* (o grupo) en lugar del bien del individuo (o gen). Resulta irónico que Ashley Montagu criticara a Lorenz calificándolo como «descendiente directo de los pensadores del siglo XIX» que opinaban que la naturaleza es «roja en uñas y dientes». Por lo que yo sé de lo que opina Lorenz sobre la evolución, él estaría de acuerdo con Montagu en rechazar las implicaciones de la famosa frase de Tennyson. A diferencia de ambos, pienso que la naturaleza en su estado puro, «la naturaleza roja en uñas y dientes», resume admirablemente nuestra comprensión moderna de la selección natural.

Antes de enunciar mi planteamiento, deseo explicar brevemente de qué tipo de razonamiento se trata y qué tipo de razonamiento no es. Si se nos dijese que un hombre ha vivido una larga y próspera vida en el mundo de los gangsters de Chicago, estaríamos en nuestro derecho para formular algunas conjeturas sobre el tipo de hombre que sería. Podríamos esperar que poseyese cualidades tales como dureza, rapidez con el gatillo y habilidad para atraerse amigos leales. Éstas no serían unas deducciones infalibles, pero se pueden hacer algunas inferencias sobre el carácter de un hombre si se conocen, hasta cierto punto, las condiciones en que ha sobrevivido y prosperado. El planteamiento del presente libro es que nosotros, al igual que todos los demás animales, somos máquinas creadas por nuestros genes. De la misma manera que los prósperos gangsters de Chicago, nuestros genes han sobrevivido, en algunos casos durante millones de años, en un mundo altamente competitivo. Esto nos autoriza a suponer ciertas cualidades en nuestros genes. Argumentaré que una cualidad predominante que podemos esperar que se encuentre en un gen próspero será el egoísmo despiadado. Esta cualidad egoísta del gen dará, normalmente, origen al egoísmo en el comportamiento humano. Sin embargo, como podremos apreciar, hay circunstancias especiales en las cuales los genes pueden alcanzar mejor sus objetivos egoístas fomentando una forma limitada de altruismo a nivel de los animales individuales. «Especiales» y «limitada» son palabras importantes en la última frase. Por mucho que deseemos creer de otra manera, el amor universal y el bienestar de las especies consideradas en su conjunto son conceptos que, simplemente, carecen de sentido en cuanto a la evolución.

Esto me lleva al primer punto que deseo establecer sobre lo que *no* es este libro. No estoy defendiendo una moralidad basada en la evolución.[2] Estoy diciendo cómo han

[2] En ocasiones los críticos han creído, erróneamente, que *El gen egoísta* defiende el egoísmo como principio por el cual debemos vivir. Otros, quizás porque sólo leyeron el título del libro o nunca pasaron de las dos primeras páginas, creyeron que lo que yo decía es que, nos guste o no, el egoísmo y otras malas costumbres constituyen una parte insoslayable de nuestra naturaleza. Es un error en el que resulta fácil caer si uno piensa, como muchos, inexplicablemente, parecen haber pensado, que la «determinación genética» es inamovible, es decir, absoluta e irreversible. De hecho, los genes «determinan» la conducta sólo en sentido estadístico. Una buena analogía es la ampliamente aceptada generalización de que

evolucionado las cosas. No estoy planteando cómo nosotros, los seres humanos, debiéramos comportarnos. Subrayo este punto pues sé que estoy en peligro de ser mal interpretado por aquellas personas, demasiado numerosas, que no pueden distinguir una declaración que denote convencimiento de una defensa de lo que debería ser. Mi propia creencia es que una sociedad humana basada simplemente en la ley de los genes, de un egoísmo cruel universal, sería una sociedad muy desagradable en la cual vivir. Pero, desgraciadamente, no importa cuánto deploremos algo, no por ello deja de ser verdad. Este libro tiene como propósito principal el de ser interesante, pero si el lector extrae una

---

«un cielo nocturno rojo es la alegría del pastor». Puede ser un hecho estadístico que una puesta de sol teñida de rojo anuncie un buen día a la mañana siguiente, pero no apostaríamos mucho por ello. Sabemos perfectamente que el clima está influido de forma muy compleja por muchos factores. Cualquier predicción meteorológica es susceptible de error. Es sólo una predicción estadística. No creemos que las bellas puestas de sol teñidas de rojo determinen, irrevocable mente, un buen tiempo al día siguiente, como tampoco deberíamos pensar que los genes determinan algo irrevocablemente. No hay razón alguna por la que la influencia de los genes no pueda revertirse fácilmente mediante otras influencias. Para una discusión detallada sobre el «determinismo genético» y de la razón de los equívocos, véase el capítulo 2 de *The Extended Phenotype* y mi artículo «Sociobiología: la nueva tormenta en un vaso de agua». Incluso he sido acusado de afirmar que los seres humanos son todos, sustancialmente, «gángsteres de Chicago». Pero la idea esencial de mi analogía con el gángster de Chicago era, desde luego, que el conocimiento del tipo de mundo en el que ha prosperado una persona te dice algo sobre esa persona. No tiene nada que ver con las cualidades específicas de los gángsteres de Chicago. Pude muy bien haber utilizado la analogía de un hombre que hubiese llegado a la cumbre de la Iglesia de Inglaterra, o elegido miembro del Ateneo. En cualquier caso, el tema de mi analogía no eran las personas, sino los genes.

He abordado éste y otros equívocos «hiperliterales» en mi artículo «En defensa de los genes egoístas», del que procede la cita anterior. Debo añadir que las ocasionales connotaciones políticas de este capítulo me hicieron incómoda su relectura en 1989. «¿Cuántas veces en los últimos años se habrá dicho esto [la necesidad de reprimir la codicia egoísta para impedir la destrucción de todo el grupo] a la clase trabajadora de Inglaterra?» ¡Esto me hace parecer un *tory!* En 1975, cuando se escribió, un gobierno socialista, al que yo había votado, estaba luchando desesperadamente contra una inflación del 23% y obviamente preocupado por las altas reivindicaciones salariales. Mi observación podía haberse tomado del discurso de cualquier ministro de trabajo de la época. Ahora que Inglaterra tiene un gobierno de la «nueva derecha» que ha elevado la mezquindad y el egoísmo al *status* de ideología, mis palabras parecen haber adquirido una especie de maldad por asociación, que lamento. No es que me arrepienta de lo dicho. Cualquier perspectiva egoísta y alicorta sigue teniendo las indeseables consecuencias que he citado. Pero en la actualidad, si hubiera que buscar ejemplos de una perspectiva egoísta y alicorta, no habría que mirar en primer lugar a la clase trabajadora. Actualmente, quizás sea lo mejor no cargar una obra científica con este tipo de divagaciones políticas, pues resulta notable con cuánta rapidez caducan. Los escritos de los científicos políticamente conscientes de los años 30 —J.B.S. Haldane y Lancelot Hogben, por ejemplo— aparecen hoy considerablemente lastrados por sus ribetes anacrónicos.

moraleja de él, debe considerarlo como una advertencia. Una advertencia de que si el lector desea, tanto como yo, construir una sociedad en la cual los individuos cooperen generosamente y con altruismo al bien común, poca ayuda se puede esperar de la naturaleza biológica. Tratemos de *enseñar* la generosidad y el altruismo, porque hemos nacido egoístas. Comprendamos qué se proponen nuestros genes egoístas, pues entonces tendremos al menos la oportunidad de modificar sus designios, algo a que ninguna otra especie ha aspirado jamás.

Como corolario a estas observaciones sobre la enseñanza, debemos decir que es una falacia —sea dicho de paso, muy común— el suponer que los rasgos genéticamente heredados son, por definición, fijos e inmodificables. Nuestros genes pueden ordenarnos ser egoístas, pero no estamos, necesariamente, obligados a obedecerlos durante toda nuestra vida. Sería más fácil aprender a ser altruistas si estuviésemos genéticamente programados para ello. El hombre es, entre los animales, el único dominado por la cultura, por influencias aprendidas y transmitidas de una generación a otra. Algunos afirmarán que la cultura es tan importante que los genes, sean egoístas o no, son virtualmente irrelevantes para la comprensión de la naturaleza humana. Otros estarán en desacuerdo con la observación anterior. Todo depende de la posición que se asuma en el debate «naturaleza frente a educación», consideradas como determinantes de los atributos humanos. Este planteamiento me lleva a establecer el segundo punto aclaratorio de lo que no es este libro: no es una defensa de una posición u otra en la controversia naturaleza/educación. Naturalmente poseo una opinión a este respecto, pero no voy a expresarla excepto hasta donde queda implícita en la perspectiva de la cultura que presentaré en el capítulo final. Si los genes, efectivamente, resultan ser totalmente irrelevantes en cuanto a la determinación del comportamiento humano moderno, si realmente somos únicos entre los animales a este respecto, es por lo menos interesante preocuparse sobre la regla en la cual, tan recientemente, hemos llegado a ser la excepción. Y si nuestra especie no es tan excepcional como a nosotros nos agradaría pensar, es todavía más importante el estudio de dicha regla.

Como tercer punto, podemos señalar que este libro tampoco es un informe descriptivo del comportamiento detallado del hombre o de cualquier otra especie animal en particular. Utilizaré detalles objetivos sólo como ejemplos ilustrativos. No diré: si observan el comportamiento del mandril descubrirán que es egoísta; por lo tanto, es probable que el comportamiento humano también lo sea. La lógica del argumento de mi «gángster de Chicago» es totalmente distinta. Se trata de lo siguiente: los seres humanos y los mandriles han evolucionado de acuerdo a una selección natural. Si se considera la forma en que ésta opera, se puede deducir que cualquier ser que haya evolucionado por selección natural será egoísta. Por lo tanto, debemos suponer que cuando nos disponemos a observar el comportamiento de los mandriles, de los seres humanos y de todas las demás criaturas vivientes, encontraremos que son egoístas. Si descubrimos que nuestra expectativa era errónea, si observamos que el comportamiento humano es verdaderamente altruista, entonces nos enfrentamos a un hecho enigmático, algo que requiere una explicación.

Antes de seguir adelante, necesitamos una definición. Un ser, como el mandril, se dice que es altruista si se comporta de tal manera que contribuya a aumentar el bienestar de otro ser semejante a expensas de su propio bienestar. Un comportamiento egoísta produce exactamente el efecto contrario.

El «bienestar» se define como «oportunidades de supervivencia», aun cuando el efecto sobre las probabilidades reales de vida y muerte sea tan pequeño que *parezca* insignificante.

Una de las consecuencias sorprendentes de la versión moderna de la teoría darwiniana es que las pequeñas influencias, aparentemente triviales, pueden ejercer un impacto considerable en la evolución. Esto se debe a la enorme cantidad de tiempo disponible para que tales influencias se hagan sentir.

Es importante tener en cuenta que las definiciones dadas anteriormente sobre el altruismo y el egoísmo son relativas al *comportamiento,* no son subjetivas. No estoy tratando, en este caso, de la psicología de los motivos. No voy a discutir si la gente que se comporta de manera altruista lo está haciendo «realmente» por motivos egoístas, secretos o subconscientes. Tal vez sea así o tal vez no, y quizá nunca lo sepamos, pero en todo caso ello no concierne al tema del presente libro. A mi definición sólo le concierne si el *efecto* de un acto determinará que disminuyan o aumenten las perspectivas de supervivencia del presunto altruista y las posibilidades de supervivencia del presunto beneficiario.

Es un asunto muy complejo el demostrar los efectos del comportamiento en cuanto a perspectivas de supervivencia a largo plazo. En la práctica, cuando aplicamos la definición al comportamiento real, debemos modificarla empleando la palabra «aparentemente». Un acto aparentemente altruista es el que parece, superficialmente, como si tendiese (no importa cuan ligeramente) a causar la muerte al altruista, y a conferir al receptor mayores esperanzas de supervivencia. A menudo resulta, al ser analizados con más detenimiento, que los actos aparentemente altruistas son en realidad actos egoístas disfrazados. Una vez más, no quiero decir que los motivos implícitos sean secretamente egoístas, sino que los efectos reales del acto en cuanto a perspectivas de supervivencia son el reverso de lo que al principio creíamos.

Voy a dar algunos ejemplos de comportamiento aparentemente egoísta y de comportamiento aparentemente altruista. Es difícil desterrar los hábitos subjetivos de pensamiento cuando nos estamos refiriendo a nuestra propia especie, de tal manera que, en lugar de ello, seleccionaré ejemplos tomados de otros animales. Presentaré en primer término diversos ejemplos de comportamiento egoísta de animales individuales.

Las gaviotas de cabeza negra anidan en grandes colonias, quedando los nidos sólo a unos cuantos palmos de distancia unos de otros. Cuando los polluelos recién salen del cascarón son pequeños e indefensos y no ofrecen ninguna dificultad para ser devorados. Es un hecho bastante común que una gaviota espere que una vecina se aleje, probablemente en búsqueda de un pez con que alimentarse, para dejarse caer sobre los polluelos que han quedado momentáneamente solos y vaciar el nido. De tal modo obtiene una buena y nutritiva comida sin tomarse la molestia de pescar un pez y sin tener que dejar su propio nido desprotegido.

Más conocido es el macabro canibalismo de la mantis religiosa. Las mantis son grandes insectos carnívoros. Normalmente comen pequeños insectos como las moscas, pero suelen atacar a cualquier ser que se mueva. Cuando se acoplan, el macho, cautelosamente, trepa sobre la hembra hasta quedar montado sobre ella, y copula. Si la hembra tiene la oportunidad, lo devorará empezando por arrancarle la cabeza de un mordisco, ya sea cuando el macho se está aproximando, inmediatamente después que la monta o después que se separan. Parecería más sensato que ella esperase hasta el término de la copulación antes de empezar a comérselo. Pero la pérdida de la cabeza no parece afectar al resto del cuerpo del macho en su avance sexual. En realidad, ya que en la cabeza del insecto es donde se encuentran localizados algunos centros nerviosos inhibitorios, es posible que la hembra mejore la actuación sexual del macho al devorarle la cabeza.[3] De ser así, es un beneficio adicional. El beneficio primordial es que consigue una buena comida.

La palabra «egoísta» podrá parecer una subestimación de la realidad para casos tan extremos como el canibalismo, aun cuando éstos encajan bien en nuestra definición. Tal vez podamos simpatizar más directamente con el reputado comportamiento cobarde de los grandes pingüinos de la Antártida. Se les ha observado parados al borde del agua, dudando antes de sumergirse, debido al peligro de ser comidos por las focas. Si solamente uno de ellos se sumergiera el resto podría saber si hay allí o no una foca. Naturalmente nadie desea ser el conejillo de Indias, de tal manera que esperan y en ocasiones hasta tratan de empujarse al agua unos a otros.

Con mayor frecuencia, el comportamiento egoísta puede simplemente consistir en negarse a compartir algún recurso apreciado como podría ser la comida, el territorio o los compañeros sexuales. Daremos ahora algunos ejemplos de comportamiento altruista.

El comportamiento de las abejas obreras, prontas a clavar su aguijón, constituye una defensa muy efectiva contra los ladrones de miel. Pero las abejas que efectúan tal acto son guerreros kamikaze. Al clavar el aguijón algunos órganos vitales internos son, normalmente, arrancados del cuerpo de la abeja y ésta muere poco tiempo después. Su misión suicida puede haber salvado los almacenamientos de comida indispensables para la colonia, pero ella no estará presente para cosechar los beneficios. Según nuestra definición, éste es un acto de comportamiento altruista. Recuérdese que no estamos hablando de motivos conscientes. Pueden o no estar presentes, tanto en este ejemplo como en los anteriores referentes al egoísmo, pero son irrelevantes para nuestra definición.

Dar la vida a cambio de la de los amigos es, obviamente, un acto altruista, pero también lo es el asumir un leve riesgo por ellos. Muchos pájaros pequeños, cuando ven a

---

[3] La primera vez que oí esta extraña historia sobre los insectos macho fue durante una conferencia de investigación de un colega sobre las moscas frigáneas. Mi colega comentó que le hubiera gustado criar frigáneas en cautividad, pero que, por mucho que lo intentó, no pudo conseguir que se aparearan. En esto, el catedrático de entomología gruñó desde la primera fila, como si el conferenciante hubiera pasado por alto lo más obvio: «¿No ha intentado cortarles la cabeza?»

un ave rapaz tal como el halcón, emiten una «llamada de alarma» característica, que al ser escuchada hace que la bandada inicie una acción evasiva adecuada. Existe una evidencia indirecta de que el pájaro que da la señal de alarma se sitúa ante un peligro especial, pues atrae la atención del ave rapaz, de forma particular, hacia ella. Es sólo un leve riesgo adicional, pero sin embargo parece, al menos a primera vista, calificarse como un acto altruista según nuestra definición.

Los actos más comunes y más sobresalientes de altruismo animal son efectuados por los padres, especialmente por las madres, en beneficio de sus hijos. Pueden incubarlos, ya sea en nidos o en sus propios cuerpos, alimentarlos a un enorme costo para sí mismos, y afrontar grandes riesgos con el fin de protegerlos de los predadores. Para tomar sólo un ejemplo individual, citaremos el de los pájaros que anidan en la tierra y que desempeñan la llamada «exhibición de distracción» cuando se acerca un predador como el zorro. El pájaro padre se aleja cojeando del nido, arrastrando un ala como si la tuviese quebrada. El predador, apreciando una presa fácil, es alejado mediante el engaño del nido que contiene los polluelos. Finalmente, el pájaro padre deja de fingir y levanta el vuelo justo a tiempo para escapar de las fauces del zorro. Es probable que haya salvado la vida de sus polluelos, pero a cierto riesgo de la suya propia.

No estoy tratando de hacer hincapié en algo determinado al narrar estas historias. Los ejemplos nunca constituyen una evidencia seria para hacer una generalización útil. Estos relatos sólo tienen la intención de servir de ilustraciones a lo que yo entiendo por comportamiento altruista y comportamiento egoísta. Este libro demostrará que tanto el egoísmo individual como el altruismo individual son explicados por la ley fundamental que yo denomino *egoísmo de los genes*. Pero primero debo referirme a una explicación particularmente errónea del altruismo, ya que es ampliamente conocida y con frecuencia se enseña en las escuelas.

Esta explicación está basada en la mala interpretación que ya he señalado, y dice que las criaturas evolucionan y efectúan actos «en bien de la especie» o «en beneficio del grupo». Es fácil apreciar cómo esta idea se gestó en biología. La mayor parte de la vida animal está dedicada a la reproducción y la mayoría de los actos altruistas, de autosacrificio, que se observan en la naturaleza son realizados por los padres en beneficio de sus hijos. «Perpetuación de la especie» es un eufemismo común para denominar la reproducción, y es indudablemente una *consecuencia* de la reproducción. Requiere tan sólo «estirar un poco» la lógica para deducir que la «función» de la reproducción es perpetuar la especie. Aceptado este principio, sólo hay que dar un pequeño paso en falso para concluir que los animales se comportarán, en general, de tal manera que favorecerán la perpetuación de las especies. El altruismo hacia miembros similares de su especie se deducirá de esa premisa.

Esta línea de pensamiento puede ser puesta en términos vagamente darwinianos. La evolución opera por selección natural y la selección natural significa la supervivencia diferencial de los «más aptos». Pero, ¿estamos hablando sobre los individuos más aptos, las razas más aptas, las especies más aptas, o de qué? En algunos casos, esto no tiene mayor importancia, pero cuando hablamos de altruismo es, obviamente, crucial. Si son las especies las que están compitiendo en lo que Darwin llamó la lucha por la existencia,

el individuo parece ser considerado como un peón en el juego destinado a ser sacrificado cuando el interés primordial de la especie, considerada en su conjunto, así lo requiera. Para plantearlo de una manera un poco menos respetable, un grupo, tal como una especie o una población dentro de una especie, cuyos miembros individuales estén preparados para sacrificarse a sí mismos por el bienestar del grupo, puede tener menos posibilidades de extinguirse que un grupo rival cuyos miembros individuales sitúan, en primer lugar, sus propios intereses egoístas. Por lo tanto, el mundo llega a poblarse, principalmente, por grupos formados por individuos resueltos a sacrificarse a sí mismos. Ésta es la teoría de la «selección de grupos», asumida como verdadera desde hace mucho tiempo por biólogos no familiarizados con los detalles de la teoría de la evolución publicada en un famoso libro de V. C. Wynne Edwards y divulgada por Robert Ardrey en *The Social Contract.* La alternativa ortodoxa es denominada, normalmente, «selección individual», aun cuando yo, personalmente, prefiero hablar de selección de genes.

La pronta respuesta del partidario de la «selección individual» al argumento recién planteado podría ser algo así: aun en el grupo de los altruistas habrá, casi con certeza, una minoría que disienta y que rehúse hacer cualquier sacrificio en bien de los demás, y si existe sólo un rebelde egoísta, preparado para explotar el altruismo de los otros, él, por definición, tendrá mayores posibilidades de sobrevivir y de tener hijos. Cada uno de estos hijos tenderá a heredar sus rasgos egoístas. Luego de transcurridas varias generaciones de esta selección natural, el «grupo altruista» será superado por los individuos egoístas hasta llegar a identificarse con el grupo egoísta. Aun si hacemos la concesión de admitir el caso improbable de que existan grupos puramente altruistas, sin rebeldes, es muy difícil imaginar cuáles serían los factores que pudieran impedir la migración de individuos egoístas provenientes de grupos egoístas vecinos y evitar que éstos, mediante el matrimonio entre miembros de ambos grupos, contaminasen la pureza de los grupos altruistas.

El partidario de la selección individual estará de acuerdo en admitir que los grupos se extinguen y, sea o no cierto este hecho, admitirá que los grupos pueden ser influenciados por el comportamiento de los individuos que los forman. Estará de acuerdo, también, en que *si solamente* los individuos de un grupo tuviesen el don de la previsión podrían apreciar que, a largo plazo, lo que más favorece sus intereses es la restricción de su codicia egoísta con el fin de impedir la destrucción de todo el grupo. ¿Cuántas veces se le habrá dicho esto en los últimos años a la clase trabajadora de Gran Bretaña? Pero la extinción del grupo es un proceso lento comparado con el rápido proceso de eliminación, producto de la competencia individual. Aun cuando el grupo se encuentra en un proceso lento pero inexorable de decadencia, los individuos egoístas prosperan a corto plazo a expensas de los altruistas. Los ciudadanos de Gran Bretaña pueden o no tener el don de la previsión, pero la evolución es ciega en lo que respecta al futuro.

A pesar de que la teoría de la selección de grupos encuentra hoy poco apoyo en las filas de aquellos biólogos profesionales que comprenden la evolución, ejerce una gran atracción intuitiva. Sucesivas promociones de estudiantes de zoología se sorprenden al terminar sus estudios y descubrir que la teoría de la selección de grupos no está de acuerdo con la teoría ortodoxa. No se les puede culpar a ellos, ya que en la *Nuffield*

Biology Teacher's Guide, destinada a los profesores de biología a un nivel avanzado en Gran Bretaña, encontramos lo siguiente: «En los animales superiores el comportamiento puede adquirir la forma de suicidio individual con el fin de asegurar la supervivencia de la especie.» El autor anónimo de esta guía ignora felizmente el hecho de que ha expresado algo polémico. A este respecto encuentra compañía en ganadores del Premio Nobel. Konrad Lorenz, en su libro *Sobre la agresión,* habla de las funciones del comportamiento agresivo en la «preservación de las especies», y una de estas funciones sería el asegurarse de que sólo a los individuos más aptos se les permite procrear. Ésta es una muestra de un argumento tortuoso, pero lo que yo deseo destacar aquí es que la noción de la selección de grupo está tan arraigada que Lorenz, al igual que el autor de la *Nuffield Guide,* no se dio cuenta de que sus declaraciones se oponían a la teoría darwiniana ortodoxa.

Recientemente escuché un encantador ejemplo de lo mismo —en otros aspectos— en un excelente programa de televisión de la BBC sobre las arañas australianas. La «experta» del programa hizo la observación de que la vasta mayoría de las arañas recién nacidas terminaban siendo presa de otras especies, y luego continuó diciendo: «Quizá sea éste el verdadero fin de su existencia, ¡ya que sólo unas cuantas necesitan sobrevivir para que la especie sea preservada!»

Robert Ardrey, en *The Social Contract,* empleó la teoría de la selección de grupo para explicar todo el orden social en general. Evidentemente, consideró al hombre como una especie que se ha desviado del camino de rectitud seguido por los animales. Ardrey, por lo menos, hizo su tarea. Su decisión de disentir de la teoría ortodoxa fue una decisión consciente, y por ello es digno de mérito.

Quizá una de las razones de la gran atracción que ejerce la teoría de la selección de grupo sea que está en completa armonía con los ideales morales y políticos que la mayoría de nosotros compartimos. Es posible que, con cierta frecuencia, nos comportemos egoístamente como individuos, pero en nuestros momentos más idealistas, honramos y admiramos a aquellos que ponen en primer lugar el bienestar de los demás. Sin embargo, nos quedamos algo confusos cuando tratamos de establecer los límites de lo que entendemos por el término «los demás». A menudo el altruismo dentro de un grupo va acompañado de egoísmo entre los grupos. Esto es la base del sindicalismo. A otro nivel, la nación es el beneficiario principal de nuestro sacrificio altruista, y se espera que los jóvenes mueran como individuos por una mayor gloria del país considerado en su conjunto. Más aún, son estimulados a matar a otros individuos de los cuales nada se sabe, excepto que pertenecen a una nación distinta. (Curiosamente, las llamadas en tiempos de paz para que los individuos hagan pequeños sacrificios en proporción al aumento de su nivel de vida parecen ser menos efectivas que las llamadas en tiempos de guerra, cuando se les pide a los individuos que entreguen sus vidas.)

Recientemente se ha producido una reacción en contra de los prejuicios raciales y del patriotismo y una tendencia a considerar a toda la especie humana como objeto de nuestro compañerismo. Esta ampliación humanista del objetivo de nuestro altruismo tiene un interesante corolario que, de nuevo, parece apoyar la idea del «bien de la especie» en la evolución.

Los políticamente liberales, que normalmente son los voceros más convencidos de la ética de la especie, manifiestan ahora el mayor de los desprecios por aquellos que han ampliado, en mayor medida, las miras de su altruismo y han incluido a otras especies. Si yo expreso que estoy más interesado en impedir el exterminio de las grandes ballenas que en mejorar las condiciones de habitabilidad de las viviendas, es muy posible que escandalice a alguno de mis amigos.

El sentimiento de que los miembros de nuestra especie merecen una consideración moral especial en comparación con los miembros de otras especies, es antiguo y se encuentra profundamente arraigado. El hecho de matar a las personas, excepto en la guerra, es el crimen juzgado con mayor severidad entre los cometidos comúnmente. Lo único que está sometido a una prohibición mayor en nuestra cultura es comerse a las personas (aun si ya están muertas). Sin embargo, gozamos al comer a miembros de otras especies. A muchos de nosotros nos horrorizan las ejecuciones judiciales, aunque se trate de los más espantosos criminales de la especie humana, al mismo tiempo que aprobamos alegremente que se mate a tiros, sin juicio previo, a animales considerados como plagas y que son bastante mansos. En realidad exterminamos a miembros de otras especies inofensivas como un medio de recreación y entretenimiento. Un feto humano, sin más sentimientos humanos que una ameba, goza de una reverencia y una protección legal que excede en gran medida a la que se le concede a un chimpancé adulto. Sin embargo, el chimpancé siente y piensa y, según evidencia experimental reciente, puede ser aun capaz de aprender una forma de lenguaje humano. El feto pertenece a nuestra propia especie y se le otorgan instantáneamente privilegios y derechos especiales debido a este factor. Si la ética del «especiecismo», para utilizar el término empleado por Richard Ryder, puede ser planteada con una base tan lógica, tan acertada, como aquella referente al «racismo», no lo sé. Lo que sí sé es que no posee una base adecuada en la biología evolutiva.

La confusión en la ética humana sobre el nivel en que el altruismo es deseable —familia, nación, raza, especie, o hacia todos los seres vivientes— se refleja en una confusión paralela en biología, en lo referente al nivel en el cual se puede esperar el altruismo de acuerdo a la teoría de la evolución. Ni siquiera los partidarios de la selección de grupos se sorprenderían al descubrir a miembros de grupos rivales mostrándose animosidad unos a otros: de esta manera, al igual que los miembros de un sindicato o los soldados, están favoreciendo a su propio grupo en la lucha por los recursos limitados. Vale la pena preguntar cómo el partidario de la selección de grupo decide cuál es el nivel importante. Si la selección se produce entre grupos dentro de una especie, y entre las especies, ¿por qué no se produciría, también, entre agrupaciones mayores? Las especies están agrupadas en géneros, los géneros en órdenes, y los órdenes en clases. Los leones y los antílopes son miembros de la clase Mamíferos, a la cual nosotros también pertenecemos. ¿No deberíamos, entonces, esperar que los leones se abstuviesen de matar a los antílopes «por el bien de los mamíferos»? Seguramente deberían, en cambio, cazar pájaros o reptiles, con el fin de impedir la extinción de la clase. Pero entonces, ¿qué pasaría con la necesidad de perpetuar todo el fílum de los vertebrados?

Está bien que yo argumente por la *reductio ad absurdum* y señale las dificultades que surgen ante la teoría de la selección de grupo, pero la existencia aparente del

altruismo individual aún debe ser explicada. Ardrey llega hasta afirmar que la selección de grupo constituye la única explicación posible para el comportamiento destinado a llamar la atención en las gacelas de Thomson. Estos saltos vigorosos y llamativos frente al predador es análogo a las llamadas de alarma de los pájaros, en cuanto parece advertir a sus compañeros del peligro mientras, aparentemente, llaman la atención del predador hacia sí mismos. Tenemos la responsabilidad de explicar la actuación de estos ejemplares que llaman la atención sobre sí mismos, como de otros fenómenos similares, y esto es algo que voy a efectuar en capítulos posteriores.

Antes de hacerlo debo reivindicar mi creencia de que la mejor forma de considerar la evolución es basarse en la selección que ocurre en los niveles más inferiores. Al sostener esta creencia reconozco que estoy profundamente influido por el excelente libro *Adaptation and Natural Selection,* de G. C. Williams. La idea central que utilizaré fue conjeturada por A. Weismann al finalizar el siglo, antes de que se hablase de los genes, al plantear su doctrina de la «continuidad del germen-plasma». Defenderé la tesis de que la unidad fundamental de selección, y por tanto del egoísmo, no es la especie ni el grupo, ni siquiera, estrictamente hablando, el individuo. Es el gen, la unidad de la herencia.[4] A algunos biólogos este planteamiento les podrá parecer, al principio, una posición extrema. Espero que cuando aprecien en qué sentido lo afirmo, estén de acuerdo en que es una posición, en esencia, ortodoxa, aun cuando esté expresada de una manera insólita.

El desarrollo del argumento requiere un tiempo, y debemos empezar desde el principio, a partir del origen de la vida misma.

---

[4] Desde que escribí mi manifiesto de la selección genética he pensado en la posibilidad de que exista una especie de selección superior que haya opera do de manera ocasional durante el largo curso de la evolución. Me apresuro a decir que cuando digo «nivel superior» no quiero significar nada que tenga que ver con la «selección de grupo». Me refiero a algo mucho más sutil y mucho más importante. Actualmente pienso que no sólo algunos organismos individuales están mejor dotados que otros para la supervivencia, sino que clases enteras de organismos pueden estar mejor dotadas que otras para la *evolución.* Por supuesto, la evolución de la que estoy hablando aquí es la misma antigua evolución arbitrada *vía* selección de los genes. Las mutaciones se favorecen aún gracias a su impacto en la supervivencia y en la eficacia reproductora de los individuos. Pero una nueva mutación capital en el plan embriológico básico también puede abrir nuevas compuertas de brillante evolución en los próximos millones de años. Puede haber una especie de selección de alto nivel para las embriologías que se prestan a evolución: una selección en favor de la capacidad de evolución. Este tipo de selección puede ser incluso acumulativo y. por tanto, progresivo, de un modo como no lo es la selección de grupo. Estas ¡deas están plasmadas en mi artículo «La evolución de la capacidad de evolución», que me inspiró ampliamente «El relojero ciego», un programa de ordenador que simula aspectos de la evolución.

II. LOS REPLICADORES

En los orígenes reinó la simplicidad. Es ya bastante difícil explicar cómo empezó un universo simple, y doy por supuesto que sería aún más difícil explicar el súbito nacimiento, con todos los atributos, de una organización tan compleja como es la vida, o de un ser capaz de crearla. La teoría darwiniana de la evolución por la selección natural es satisfactoria, ya que nos muestra una manera gracias a la cual la simplicidad pudo tornarse complejidad, cómo los átomos que no seguían un patrón ordenado pudieron agruparse en modelos cada vez más complejos hasta terminar creando a las personas. Darwin ofrece una solución, la única razonable entre todas las que hasta este momento se han sugerido, al profundo problema de nuestra existencia.

Intentaré explicar esta gran teoría de un modo más general de lo que es costumbre y empezaré por un período anterior a la evolución misma.

La «supervivencia de los más aptos» de Darwin es realmente un caso especial de una ley más general relativa a la *supervivencia de lo estable*. El universo está poblado por cosas estables. Una cosa estable es una colección de átomos bastante permanente o común para merecer un nombre. Puede ser una colección única de átomos, tal como el Matterhorn, que permanece el tiempo suficiente como para merecer un nombre. O puede ser una *clase* de entidades, como las gotas de lluvia que se producen en un porcentaje tan alto como para merecer un nombre colectivo, aun cuando cada una de ellas tenga un período de duración muy breve. Las cosas que vemos a nuestro alrededor y de las cuales pensamos que requieren una explicación, tales como las rocas, galaxias, olas del mar, todas son, en mayor o menor grado, configuraciones estables de átomos. Las burbujas de jabón tienden a ser esféricas debido a que ésta es una configuración estable para las películas delgadas llenas de gas. En una nave espacial el agua también permanece estable en glóbulos esféricos, pero en la Tierra, donde existe la gravedad, la superficie estable para el agua estancada es plana y horizontal. Los cristales de sal tienden a ser cubos debido a que ésta es una forma estable de conglomerar los iones sodio y cloruro. En el Sol, los átomos más simples de todos, los átomos de hidrógeno, se fusionan para formar átomos de helio, ya que, debido a las condiciones que allí prevalecen, la configuración del helio es más estable. Otros átomos aún más complejos se están formando en las estrellas en todo el universo, y se originaron, también, en la «explosión gigantesca» que, de acuerdo con la teoría prevaleciente, dio inicio al universo. De aquí provendrían originalmente los elementos de nuestro mundo.

En ocasiones, cuando los átomos se encuentran, se unen en reacciones químicas para formar moléculas, que pueden ser más o menos estables. Tales moléculas pueden ser muy grandes. Un cristal, como un diamante, puede ser considerado como una molécula única, proverbialmente estable en este caso, pero también una molécula muy simple, ya que su estructura atómica interna es repetida al infinito. En los organismos vivientes modernos existen otras grandes moléculas que son altamente complejas, y su

complejidad se evidencia en varios niveles. La hemoglobina de nuestra sangre es una típica molécula de proteína. Está formada por cadenas de moléculas más pequeñas, aminoácidos, y cada una de ellas contiene unas cuantas docenas de átomos dispuestos de acuerdo con un modelo preciso. En la molécula de hemoglobina hay 574 moléculas de aminoácidos. Éstas están dispuestas en cuatro cadenas, que se enrollan unas con otras para formar una estructura globular tridimensional de sorprendente complejidad. Un modelo de una molécula de hemoglobina se parece más bien a un denso arbusto espinoso. Pero, a diferencia del arbusto espinoso real, no es un patrón aproximado y sujeto al azar, sino una estructura definitiva e invariable, repetida idénticamente, sin una ramita o torsión que quede fuera de lugar, más de seis mil millones de millones de millones de veces en un cuerpo humano normal. La forma precisa de un arbusto espinoso que toma una molécula de proteína tal como la hemoglobina, es estable en el sentido de que dos cadenas consistentes en la misma secuencia de aminoácidos tenderán, al igual que dos resortes, a permanecer en reposo exactamente en el mismo formato enrollado y tridimensional. Los arbustos espinosos de hemoglobina están surgiendo en tu cuerpo en su forma «preferida», a razón de cuatro millones de millones por segundo, y otros están siendo destruidos en la misma proporción.

La hemoglobina es una molécula moderna, utilizada para explicar el principio por el cual los átomos tienden a adquirir formas estables. El punto que aquí importa señalar es el siguiente: antes de que se produjese la vida en la Tierra, pudo haber ocurrido alguna rudimentaria evolución de las moléculas mediante procesos usuales de física y química. No es necesario pensar en un propósito, intención o determinación dados. Si un grupo de átomos en presencia de energía adquiere un patrón estable, tenderá a permanecer de esa forma. La forma primaria de selección natural fue, simplemente, una selección de formas estables y un rechazo de las inestables. No existe misterio alguno sobre esto. Tuvo que suceder así por definición.

De ello, por supuesto, no se deriva que se pueda explicar la existencia de seres tan complejos como el hombre exactamente por los mismos principios, sin más. No sirve tomar un número adecuado de átomos, someterlos a una energía externa y agitarlos hasta que, por casualidad, formen el modelo correcto y resulte Adán. Se puede crear una molécula consistente en unas cuantas docenas de átomos, similar a la descrita anteriormente, pero un hombre está formado por más de mil millones de millones de millones de millones de átomos. Para intentar hacer un hombre tendría que trabajarse con la coctelera bioquímica durante un período tan largo que la edad entera del universo parecería un guiño de ojos y, aun entonces, no se lograría el éxito. Es en este punto donde la teoría de Darwin, en su aspecto más general, viene al rescate. La teoría de Darwin interviene desde el momento en que la lenta construcción de las moléculas ha cesado.

El relato que voy a hacer del origen de la vida es, necesariamente, de tipo especulativo; por definición, nadie se encontraba cerca para ver lo que sucedió. Existe

cierto número de teorías rivales, pero todas poseen ciertos rasgos en común. El relato simplificado que presentaré probablemente no esté muy alejado de la verdad.[5]

Desconocemos qué tipos de materia prima química abundaban en la Tierra antes de que se originase la vida, pero entre las posibilidades verosímiles podemos citar el agua, el dióxido de carbono, el metano y el amoníaco: todos ellos simples compuestos que se sabe se encuentran, por lo menos, en algunos de los otros planetas de nuestro sistema solar.

Los químicos han intentado imitar las condiciones químicas de la Tierra en su etapa joven. Han colocado las sustancias simples anteriormente nombradas en un matraz y le han aplicado una fuente de energía tal como la luz ultravioleta o chispas eléctricas, en calidad de simulación artificial del rayo primordial. Luego de transcurridas unas cuantas semanas suele descubrirse algo interesante dentro del matraz: un débil caldo café que contiene una gran cantidad de moléculas más complejas que las que originalmente se pusieron allí. Se han encontrado, en particular, aminoácidos, los cuales constituyen la base de las proteínas, una de las dos clases principales de las moléculas biológicas. Antes de que se efectuasen dichos experimentos, los aminoácidos que se presentasen de forma natural habrían sido considerados como elementos de diagnóstico que evidenciaban la presencia de vida. Si hubiesen sido detectados, digamos, en Marte, se habría considerado como casi una certeza la existencia de vida en ese planeta. Ahora, sin embargo, su existencia sólo constituye un indicio de la presencia de unos cuantos gases simples en la atmósfera y de algunos volcanes, rayos solares o tiempo tormentoso.

Recientes experimentos de laboratorio, en los que se simularon las condiciones químicas de la Tierra antes de que se produjese la vida, dieron como resultado sustancias orgánicas llamadas purina y pirimidina. Ambas son componentes de la molécula genética, denominada ADN (ácido y desoxirribonucleico).

Procesos análogos a éstos deben haber dado origen al «caldo primario» que los biólogos y químicos creen que constituyó los mares hace tres o cuatro miles de millones de años. Las sustancias orgánicas llegaron a concentrarse en determinados lugares, quizás adquiriendo la forma de una capa semiseca en torno a las playas, o bajo el aspecto de pequeñas gotitas en suspensión. Más tarde, bajo la influencia de una energía tal como la luz ultravioleta proveniente del Sol, se combinaron con el fin de formar moléculas mayores. En la actualidad las grandes moléculas orgánicas no durarían lo suficiente como para ser percibidas: serían rápidamente absorbidas y destruidas por las bacterias u otras criaturas vivientes. Pero tanto las bacterias como el resto de nosotros somos recién

---

[5] Hay muchas teorías acerca del origen de la vida. En vez de desarrollarlas, en *El gen egoísta* me limito a elegir una para ilustrar la idea principal. Pero no querría dar la impresión de que ésta era la única candidata seria, ni siquiera la mejor. De hecho, en *El relojero ciego* elijo deliberadamente una teoría diferente con el mismo propósito: la teoría de la arcilla, de A.G. Cairns-Smith. En ninguna de ambas obras me comprometo con la hipótesis particular elegida. Si escribo otro libro, tendré, probablemente, la oportunidad de intentar explicar otro punto de vista: el del químico-matemático alemán Manfred Eigen y sus colegas. Con ello trato siempre de dilucidar algo sobre las propiedades fundamentales que deben estar en el meollo de toda buena teoría sobre el origen de la vida en cualquier planeta, en particular la idea de «entidades genéticas autoreplicadoras».

llegados, y en aquellos tiempos las grandes moléculas orgánicas podían flotar a la deriva sin ser molestadas, a través del caldo cada vez más espeso.

En algún punto, una molécula especialmente notable se formó por accidente. La denominaremos el *replicador*. No tuvo que ser, necesariamente, la más grande o la más compleja de todas las moléculas, pero tenía la extraordinaria propiedad de poder crear copias de sí misma. Éste puede parecer un accidente con muy escasas posibilidades de que acaezca. En efecto: era extremadamente improbable. En la vida de un hombre las cosas que son tan improbables como ésta pueden ser consideradas, para fines prácticos, como imposibles. Ésta es la razón por la cual no hay manera de ganar un gran premio en las quinielas. Pero en nuestros cálculos humanos de lo que es probable y lo que no lo es, no estamos acostumbrados a calcular en cientos de millones de años. Si uno llenara boletos de apuestas cada semana durante cien millones de años es muy probable que ganase, varias veces, sumas considerables.

En realidad una molécula que hace copias de sí misma no es tan difícil de imaginar como parece a primera vista, y sólo tuvo que surgir una vez. Considérese el replicador como un molde o un modelo. Imagínese como una gran molécula consistente en una cadena compleja formada por varios tipos de moléculas. Las más pequeñas se encontraban, de manera abundante, en el caldo que rodeaba al replicador. Supóngase ahora que cada componente posee una afinidad por aquellos de su propio tipo. Luego, siempre que un componente que se encontrara en el caldo se acercase al replicador por el cual tenía afinidad, tendería a adherirse a él. Los componentes que se unieran de esta forma, automáticamente serían incorporados a una secuencia que imitara a la del replicador mismo. Es fácil, entonces, pensar que se unirían para formar una cadena estable con una formación igual que la del replicador original. Este proceso podía continuar en un acumulamiento continuo, capa tras capa. Es así como se forman los cristales. Por otra parte, las dos cadenas podrían disociarse, en cuyo caso tendremos a dos replicadores, cada uno de los cuales está capacitado para continuar haciendo más copias.

Una posibilidad más compleja sería que cada componente tuviese afinidad, no por los de su propio tipo o clase sino, y en forma recíproca, por otra clase determinada. En este caso el replicador actuaría como modelo no para obtener una copia idéntica sino un tipo de «negativo» que, a su vez, haría una copia exacta del positivo original. De acuerdo con nuestros propósitos no nos interesa si el proceso de replicación original fue positivo-negativo o positivo-positivo, aunque vale la pena señalar que los equivalentes modernos del primer replicador, las moléculas de ADN, emplean la replicación positivo-negativo. Lo que sí interesa es que, de pronto, apareció en el mundo un nuevo tipo de «estabilidad». Es probable que anteriormente ningún tipo especial de molécula compleja se encontrase de manera muy numerosa en el caldo, ya que cada una de ellas dependía de que los componentes, por azar, adquirieran una configuración particularmente estable.

Tan pronto como nació el replicador, sin duda esparció rápidamente sus copias a través de los mares hasta que las moléculas más pequeñas, cuya función era la de ser componentes, se convirtieron en un recurso escaso y otras moléculas más grandes no pudieron formarse sino muy rara vez.

Parece que así llegamos a la etapa de una gran población de réplicas idénticas. Pero ahora debemos mencionar una propiedad importante de cualquier proceso de copia: no es perfecto. Ocurrirán errores. Espero que no haya erratas en el presente libro, pero si se observa con cuidado se podrán encontrar algunas. Es probable que no distorsionen gravemente el significado de las frases porque serán errores de «primera generación». Pero imaginemos los tiempos anteriores a la existencia de la imprenta, cuando libros tales como el Evangelio eran copiados a mano. Todos los escribientes, aun siendo muy cuidadosos, seguramente cometerán errores, y algunos se sentirán inclinados a «mejorar» voluntariamente el original. Si todas las copias fuesen hechas a partir de un original único, el significado no se falsearía mucho. Pero si las copias se hacen a partir de otras copias, las cuales, a su vez, fueron hechas de otras copias, los errores empezarán a ser acumulativos y graves. Tendemos a considerar las copias irregulares como algo malo, y en el caso de documentos humanos es difícil hallar ejemplos en que los errores puedan ser descritos como perfeccionamientos. Supongo que a los eruditos de la Versión de los Setenta se les podría atribuir el haber iniciado algo de enorme trascendencia cuando tradujeron, equivocadamente, la palabra hebrea «mujer joven» por la palabra griega «virgen», presentando así la profecía: «Una virgen concebirá y dará a luz un hijo...»[6] De todas maneras, según veremos más adelante, las copias con errores de los replicadores biológicos pueden, en un sentido cierto, dar origen a mejoras, y para la evolución progresiva de la vida fue esencial que se produjesen ciertos errores. No sabemos con qué precisión las moléculas replicadoras originales hicieron sus copias. Sus descendientes

---

[6] Varios corresponsales ofendidos han denunciado la errónea traducción de «mujer joven» como «virgen» en la profecía bíblica y me han solicitado una respuesta. Como herir susceptibilidades religiosas es hoy una peligrosa empresa, voy a complacerles. En realidad, es para mi un placer, pues no es frecuente que dos científicos se llenen de polvo en una biblioteca para sumergirse en una nota a pie de página verdaderamente académica. Los estudiosos de la Biblia conocen bien la cuestión, que no es objeto de discusión entre ellos. La palabra hebrea en Isaías es *(almah),* que indiscutiblemente significa «mujer joven», sin implicación alguna de virginidad. Si hubiera pretendido hablar de una «virgen», podría haber utilizado en su lugar *(het-hulah)* (el ambiguo término inglés «maiden» ilustra lo fácil que resulta deslizarse de un significado a otro). La «mutación» tuvo lugar cuando la versión griega precristiana conocida como Septuaginta o de los Setenta tradujo *almah* por (parthenos), que realmente suele significar virgen. Mateo, (por supuesto, no el apóstol y contemporáneo de Jesús, sino el evangelista, que escribió mucho tiempo después) citó a Isaías en lo que parece ser un derivado de la versión de la Septuaginta (de las quince palabras griegas, todas, menos dos, son idénticas), al decir: «Todo esto sucedió para que se cumpliese lo que el Señor había anunciado por el profeta, que dice: «he aquí que una virgen concebirá y parirá un hijo, y se le pondrá por nombre "Emmanuel" (Mateo I, 22).

Los estudiosos cristianos aceptan ampliamente que la historia del nacimiento de Jesús de una virgen fue una interpolación tardía, introducida probablemente por los discípulos de lengua griega para que quedase constancia del cumplimiento de la (mal traducida) profecía. Las versiones modernas, como las de la Nueva Biblia inglesa, vierten correctamente el término correspondiente usado en Isaías por «mujer joven». Con igual corrección, conservan el término «virgen» en Mateo, pues aquí traducen del griego.

modernos, las moléculas de ADN, son asombrosamente fieles comparadas con los procesos de copia efectuados por los humanos, considerando los de más alta fidelidad, pero aun ellas, ocasionalmente, cometen errores, y, en última instancia, son estos errores los que hacen posible la evolución. Probablemente los replicadores originales estaban más sujetos a errores, pero en todo caso podemos estar seguros de que sí se cometieron, y de que estos errores tuvieron un carácter acumulativo.

A medida que se efectuaron copias con errores y éstas fueron propagadas, el caldo primario se vio poblado, no por réplicas idénticas sino por diversas variedades de moléculas replicadoras, todas «descendientes» del mismo antepasado. ¿Serían algunas variedades más numerosas que otras? Casi podríamos asegurarlo. Algunas variedades tendrían que ser, inherentemente, más estables que otras. Ciertas moléculas, una vez formadas, presentarían una mayor resistencia a separarse que otras. Estos tipos habrían llegado a ser relativamente numerosos en el caldo, no sólo como consecuencia lógica directa de su «longevidad», sino también porque habrían dispuesto de mucho tiempo para hacer copias de sí mismas. Los replicadores de alto índice de longevidad tenderían, por tanto, a ser más numerosos y, dadas las mismas circunstancias, se habría producido una «tendencia evolucionista» hacia una mayor longevidad en la población de las moléculas.

Pero otros factores probablemente no eran iguales, y otra propiedad inherente a una variedad de replicadores que hubo de tener aún mayor importancia para que fuese difundida en la población, sería la velocidad de replicación o «fecundidad». Si las moléculas de un replicador del tipo *A* hacen copias de sí mismas con un promedio de una vez a la semana, mientras que las del tipo *B* hacen copias de sí mismas a razón de una cada hora, no es difícil colegir que muy pronto las moléculas de tipo *A* van a ser superadas en número, aun si «viven» más tiempo que las moléculas de tipo *B*. Por lo tanto, probablemente hubo una «tendencia evolucionista» hacia una mayor «fecundidad» de las moléculas en el caldo. Una tercera característica de las moléculas replicadoras que habría sido positivamente seleccionada es la referente a la exactitud de la réplica. Si las moléculas de tipo *X* y las de tipo *Y* duran el mismo período de tiempo y se replican a la misma velocidad, pero *X* comete como promedio un error por cada diez réplicas, mientras que el promedio de *Y* sólo es de un error por cada cien réplicas, y llegará a ser, obviamente, más numeroso. El contingente de *X* en la población pierde no tan sólo a los «hijos descarriados» mismos, sino a todos sus descendientes, reales o potenciales.

Si ya se conoce algo sobre evolución, se encontrará un matiz levemente paradójico en este último punto. ¿Podemos reconciliar la idea de que copiar errores es un prerrequisito esencial para que ocurra la evolución, con la declaración que afirma que la selección natural favorece al nivel alto en cuanto a la fidelidad de la replicación? La respuesta es que, a pesar de que la evolución pueda parecer, en un sentido indeterminado, algo «positivo», considerando especialmente que nosotros somos el producto de ella, nada, en realidad, «desea» evolucionar. La evolución es algo que sucede, de buen o mal grado, a pesar de todos los esfuerzos de los replicadores (y actualmente de los genes) para impedir que suceda. Jacques Monod dejó muy claro este punto en su conferencia sobre Herbert Spencer, al señalar irónicamente: «¡Otro aspecto curioso de la teoría de la evolución es que todo el mundo piensa que la comprende!»

Retornemos al caldo primario. Sin duda llegaría a estar poblado por variedades estables de moléculas; estables ya sea porque las moléculas individuales duraban un largo período de tiempo, porque se replicaban rápidamente o porque lo hacían con precisión. Las tendencias evolutivas hacia estos tres tipos de estabilidad tuvieron lugar en el siguiente sentido: si se hubiesen extraído muestras del caldo en dos ocasiones distintas, la última muestra habría contenido una mayor proporción de variedades con un más alto nivel de longevidad/fecundidad/fidelidad de replicación. Esto es, esencialmente, lo que quiere decir un biólogo al referirse a la evolución cuando habla de criaturas vivientes, y el mecanismo es el mismo: la selección natural.

¿Deberíamos, entonces, llamar a los replicadores originales moléculas «vivientes»? Carece de importancia. Yo podría afirmar: «Darwin fue el hombre más grande que ha existido» y podría ser rebatido: «No, Newton lo fue», pero supongo que no prolongaríamos la discusión. Lo esencial es que ninguna conclusión relevante podría ser afectada por el resultado de la discusión. Los hechos de la vida y los logros de Newton y Darwin permanecen totalmente inalterables, al margen de si les otorgamos el calificativo de «grandes» o no. De manera similar, la historia de las moléculas replicadoras probablemente sucedió de forma parecida a lo que yo la estoy contando, indiferente al hecho de si escogemos calificarlas de «vivientes». Ha sido causa de sufrimiento humano el hecho de que muchos de nosotros no pueden comprender que las palabras son sólo herramientas para nuestro uso, y que la mera presencia en el diccionario de una palabra como «viviente» no quiere decir, necesariamente, que deba referirse a algo definitivo en el mundo real. Tanto si denominamos vivientes a los primeros replicadores como si no, ellos fueron los predecesores de la vida; fueron nuestros primeros padres.

El siguiente eslabón del argumento, que le sigue en importancia, y que Darwin mismo remarcó (si bien es cierto que él estaba hablando de animales y plantas, no de moléculas), se refiere a la *competencia.* El caldo primario no podía mantener a un número infinito de moléculas replicadoras. Por una parte, el tamaño de la Tierra es finito, pero otros factores limitativos también deben haber sido importantes. En la imagen en que representamos al replicador actuando como un molde o modelo, supusimos que se encontraba bañado en un caldo rico en pequeñas moléculas que hacían el papel de componentes y que eran necesarias para hacer las copias. Pero cuando los replicadores llegaron a ser numerosos, estos componentes debieron de ser utilizados en una proporción tan elevada que se convirtieron en un recurso escaso y precioso. Las diferentes variedades o especies de replicadores debieron de competir por ellos. Hemos considerado los factores que hubieron de influir para aumentar el número de tipos preferidos de replicadores. Podemos apreciar ahora que las variedades menos favorecidas reducirían su número debido a la competencia, y en última instancia, muchos de sus descendientes se extinguirían. Hubo una lucha por la existencia entre las distintas variedades de replicadores. Ellos no sabían que estaban luchando ni se preocuparon de ello; la lucha se llevó a cabo sin resentimientos, en realidad sin sentimientos de ningún tipo. Pero lucharon en el sentido de que cualquier copia con errores que diese como resultado un nivel más alto de estabilidad, o una nueva forma de reducir la estabilidad de los rivales era, automáticamente, preservada y se multiplicaba. El proceso de

perfeccionamiento era acumulativo. Las maneras de aumentar la estabilidad y de disminuir la estabilidad de los rivales llegó a ser cada vez más elaborada y más eficiente. Incluso es posible que algunos de ellos «descubrieran» cómo separar las moléculas de las variedades rivales, químicamente, y utilizar los componentes así liberados para hacer sus propias copias. Estos protocarnívoros obtenían simultáneamente comida y eliminaban a los rivales que les hacían la competencia. Otros replicadores quizá descubrieron cómo protegerse a sí mismos, ya fuese por medios químicos o construyendo una barrera física formada por proteínas en torno a ellos. Ésta pudo ser la causa de que aparecieran las primeras células vivientes. Los replicadores empezaron no solamente a existir, sino también a construirse, para ser utilizados por ellos mismos, verdaderos recipientes, vehículos para continuar existiendo. Los replicadores que sobrevivieron fueron aquellos que construyeron *máquinas de supervivencia* para vivir en ellas. Las primeras máquinas de supervivencia consistían, probablemente, nada más que en una capa protectora. Pero ganarse la vida se hizo cada vez más duro a medida que surgían nuevos rivales con mejores y más efectivas máquinas de supervivencia. Las máquinas de supervivencia se hicieron más grandes y más elaboradas, y el proceso fue acumulativo y progresivo.

¿Llegaría a tener algún final este gradual perfeccionamiento de las técnicas y artificios empleados por los replicadores para asegurarse su propia continuidad en el mundo? Habría mucho tiempo disponible para su perfeccionamiento. ¿Qué misteriosas máquinas de autopreservación producirían al cabo de milenios? En cuatro mil millones de años, ¿cuál sería el destino de los antiguos replicadores? No murieron, porque son maestros en el arte de la supervivencia. Pero no se les debe buscar flotando libremente en el mar; ellos renunciaron a esa desenvuelta libertad hace mucho tiempo. Ahora, abundan en grandes colonias, a salvo dentro de gigantescos y lerdos robots,[7] encerrados y

---

[7] Este pasaje efectista (una rara licencia , o mejor dicho, absolutamente rara) ha sido citado y vuelto a citar como jubilosa evidencia de mi resuelto «determinismo genético». Parte del problema radica en las asociaciones populares, aunque erróneas, del término «robot». Estamos en la edad de oro de la electrónica, y los robots ya no son ya mostrencos rígidamente inflexibles, sino máquinas capaces de aprender y de desarrollar inteligencia y creatividad. Irónicamente, ya en 1920, cuando Karel Capek acuñó el término, los «robots» eran seres mecánicos que terminaban experimentando sentimientos humanos, como el amor. Las personas que piensan que los robots son, por definición, más «deterministas» que los seres humanos están confundidas (a menos que sean religiosas, en cuyo caso pueden afirmar congruentemente que los seres humanos tienen un cierto don divino de libre arbitrio negado a las meras máquinas). Si, como la mayoría de los críticos de mi pasaje del «robot torpe», no es usted religioso, se enfrentará al siguiente interrogante. ¿Qué diablos cree usted que es sino un robot, aunque un robot muy complejo? He comentado todo esto en *The Extended Phenotype,* pp. 15-17. El error se ha complicado a causa de otra reveladora «mutación». Igual que parecía teológicamente necesario que Jesús tuve que nacer de una virgen, parece demonológicamente necesario que cualquier «determinista genético» digno de tal nombre tiene que creer que los genes «controlan» todos los aspectos de nuestra conducta. Con respecto a los replicadores genéticos, escribí: «ellos nos crearon, cuerpo y mente». Este pasaje ha sido cabalmente mal citado (p.ej., en *Not in our genes,* de Rose, Kamin y Lewontin (p. 287), y anteriormente en un artículo

protegidos del mundo exterior, comunicándose con él por medio de rutas indirectas y tortuosas, manipulándolo por control remoto. Se encuentran en ti y en mí; ellos nos crearon, cuerpo y mente; y su preservación es la razón última de nuestra existencia. Aquellos replicadores han recorrido un largo camino. Ahora se les conoce con el término de genes, y nosotros somos sus máquinas de supervivencia.

---

erudito de Lewontin) así: «[ellos] nos *controlan,* en cuerpo y alma» (el subrayado es mío). En el contexto de mi capítulo, creo que resulta obvio lo que quise decir con «creado», y que es algo muy diferente de «control». Cualquiera puede ver que, de hecho, los genes no controlan sus creaciones en el sentido absoluto criticado como «determinismo». Con muy poco esfuerzo (mejor dicho, sin ningún esfuerzo) los desafiamos cada vez que utilizamos la contracepción.

III. LAS ESPIRALES INMORTALES

Nosotros somos máquinas de supervivencia, pero «nosotros» no implica solamente a las personas. Abarca a todos los animales, plantas, bacterias y virus. Es muy difícil determinar el número total de máquinas de supervivencia sobre la Tierra y hasta el número total de las especies es desconocido. Si consideramos solamente a los insectos, el número de especies vivientes ha sido estimado, aproximadamente, en tres millones y el número de individuos puede ser un millón de millón de millones.

Los diferentes tipos de máquinas de supervivencia presentan una apariencia muy variada tanto en el aspecto exterior como en sus órganos internos. Un pulpo no se parece en nada a un ratón y ambos son muy diferentes de un roble. Sin embargo, en su química fundamental son casi uniformes, y, en especial, en lo que se refiere a los replicadores que portan, los genes, son básicamente el mismo tipo de moléculas para todos nosotros, desde las bacterias hasta los elefantes.

Todos somos máquinas de supervivencia para el mismo tipo de replicador, las moléculas denominadas ADN. Hay muchas maneras de prosperar en el mundo y los replicadores han construido una vasta gama de máquinas para prosperar explotándolas. Un mono es una máquina que preserva a los genes en las copas de los árboles, un pez es una máquina que preserva a los genes en el agua; incluso existe un pequeño gusano que preserva a los genes en la cerveza. El ADN opera de maneras misteriosas.

Atendiendo a la simplicidad, he dado la impresión de que los genes modernos, hechos de ADN, son muy similares a los primeros replicadores que se encontraban en el caldo primario. Ello tal vez no sea realmente verdadero, pero no afecta al planteamiento que estamos ofreciendo. Los replicadores originales puede que fueran una clase de molécula relacionada con el ADN, o puede que fueran del todo diferentes. En este último caso, sus máquinas de supervivencia debieron de ser absorbidas, en una etapa posterior, por el ADN. Si así ocurrió, los replicadores originales fueron totalmente destruidos, ya que ningún rasgo de ellos permaneció en las máquinas de supervivencia modernas. En estos términos, A. G. Cairns-Smith ha formulado la fascinante sugerencia de que nuestros antepasados, los primeros replicadores, puede que no fueran moléculas orgánicas sino cristales inorgánicos —minerales, pedacitos de arcilla. Sea o no un usurpador, el ADN se encuentra hoy día, indiscutiblemente, en pleno dominio, a menos que, tal como sugiero a modo de tanteo en el capítulo final, se esté recién iniciando un nuevo asalto al poder.

Una molécula de ADN es una larga cadena de pequeñas moléculas denominadas nucleótidos. De la misma manera que las moléculas de proteína son cadenas de aminoácidos, así las moléculas de ADN son cadenas de nucleótidos. Una molécula de ADN es demasiado pequeña para ser vista directamente, pero su forma exacta ha sido ingeniosamente determinada por medios indirectos. Consiste en un par de cadenas de nucleótidos enrolladas en una elegante espiral; la «doble hélice»; la «espiral inmortal». Los nucleótidos que la componen son sólo de cuatro tipos distintos, cuyos nombres

podemos abreviar así: *A, T, C y G.* Son los mismos en todos los animales y plantas. Lo que difiere es el orden en que están ensartados. El componente *G* de un hombre es idéntico, en todos los detalles, al componente *G* de un caracol. Pero la *secuencia* de los componentes en un hombre no solamente es diferente de la de un caracol, sino que lo es también —aunque en menor medida— de la secuencia de los demás hombres (con excepción del caso especial de los gemelos idénticos).

Nuestro ADN vive dentro de nuestros cuerpos. No está concentrado en un lugar determinado del cuerpo, sino que se encuentra distribuido entre las células. Hay aproximadamente mil millones de millones de células como promedio en un cuerpo humano, y, con algunas excepciones que podemos ignorar, cada una de estas células contiene una copia completa del ADN de ese cuerpo. Este ADN puede ser considerado como un conjunto de instrucciones de cómo hacer un cuerpo, escritas en el alfabeto *A, T, C, G* de los nucleótidos. Es como si en cada habitación de un edificio gigantesco existiese un armario que contuviese los planos del arquitecto para la construcción del edificio completo. El «armario» de cada célula es su núcleo. Los planos del arquitecto están reunidos en 46 volúmenes en el hombre: el número es diferente en otras especies. Los «volúmenes» son los cromosomas. Son visibles bajo la lente de un microscopio en forma de largos hilos y los genes están unidos, en orden, a lo largo de él. No es fácil, y en realidad puede ni siquiera ser significativo, determinar dónde termina un gen y empieza el siguiente. Por fortuna, como se mostrará en este capítulo, ello carece de importancia para nuestros propósitos.

Emplearé la metáfora de los planos del arquitecto, mezclando libremente el lenguaje de la metáfora con el lenguaje de lo real. «Volumen» será empleado de modo intercambiable con el vocablo cromosoma. «Página» provisionalmente se utilizará como sinónimo del término *gen,* aun cuando la división entre los genes no está tan bien definida como la división entre las páginas de un libro. Esta metáfora nos será útil para avanzar un buen trecho. Cuando finalmente, ya no nos sirva, introduciré otras metáforas. A propósito, no existe, por supuesto, ningún «arquitecto»: las instrucciones del ADN han sido reunidas por selección natural.

Las moléculas de ADN realizan dos funciones importantes. Primero, se replican, es decir, hacen copias de sí mismas. Esto ha ocurrido, sin interrupción, desde el inicio de la vida, y las moléculas de ADN son ahora muy eficientes en esta tarea. Un adulto está formado por miles de millones de millones de células, pero cuando recién fue concebido era una célula única, provista de una copia maestra de los planos del arquitecto. Esta célula se dividió en dos y cada una de las dos células recibió su propia copia de los planos. Divisiones sucesivas elevaron el número de células a 4, 8,16,32 y así hasta alcanzar una cifra de miles de millones. En cada división los planos del ADN fueron fielmente copiados, casi sin errores.

Una cosa es hablar de la duplicación del ADN. Pero si el ADN es realmente un juego de planos para construir un cuerpo, ¿cómo se llevan estos planos a la práctica? ¿Cómo son transformados en la estructura de un cuerpo? Esto me lleva a aclarar cuál es la segunda función del ADN. Supervisa, indirectamente, la fabricación de un diferente tipo de molécula: la proteína. La hemoglobina que fue mencionada en el capítulo anterior

es sólo un ejemplo del enorme alcance de las moléculas de proteína. El mensaje codificado del ADN, escrito en el alfabeto nucleótido de cuatro letras, es traducido, por una simple forma mecánica, en otro alfabeto. Éste es el alfabeto de los aminoácidos que comprende las moléculas de proteína.

Podría parecer que hay una gran diferencia entre fabricar proteínas y hacer un cuerpo, pero es el primer pequeño paso en esa dirección. Las proteínas no sólo constituyen una gran parte de la textura física del cuerpo, sino que también ejercen un control sensitivo sobre todos los procesos químicos dentro de la célula, seleccionando cuándo deben efectuarse y cuándo no en los tiempos precisos y en los lugares adecuados. Determinar exactamente cómo esto, finalmente, lleva al desarrollo de un bebé es una historia que tomará décadas y quizá siglos para que los embriólogos logren explicarla. Pero es un hecho que así sucede. Los genes sí controlan indirectamente la fabricación de los cuerpos y la influencia sigue estrictamente un camino: las características adquiridas no son hereditarias. No importa cuántos conocimientos y cuánta sabiduría se adquiera durante una vida, nada pasará a los hijos por medios genéticos. Cada nueva generación empieza desde el principio. Un cuerpo es el medio empleado por los genes para preservar los genes inalterados.

La importancia evolutiva del hecho de que los genes controlan el desarrollo embrionario es la siguiente: significa que los genes son, por lo menos en parte, responsables de su propia supervivencia en el futuro, ya que ella depende de la eficiencia de los cuerpos en que habitan y los cuales ellos ayudaron a construir. Una vez, la selección natural consistió en la supervivencia diferencial de los replicadores que flotaban libremente en el caldo primario. Ahora, la selección natural favorece a los replicadores que son eficientes en construir las máquinas de supervivencia, aquellos genes que son hábiles en el arte de controlar el desarrollo embrionario. Respecto a esto, los replicadores no son más conscientes que antes ni persiguen un fin determinado. El mismo antiguo proceso de selección automática entre moléculas rivales en razón de su longevidad, fecundidad y fidelidad en la copia, aún se desarrolla tan ciega y tan inevitablemente como sucedió en aquellos días lejanos. Los genes carecen de previsión. No planifican con antelación. Los genes simplemente *existen,* algunos con mayores posibilidades de supervivencia que otros, y a eso se reduce todo. Pero las cualidades que determinan la longevidad y fecundidad de un gen no son tan simples como antes. Hay una gran diferencia.

En años recientes —los últimos seiscientos millones o algo así—, los replicadores han logrado notables triunfos en la tecnología de las máquinas de supervivencia tales como los músculos, el corazón y los ojos (han evolucionado varias veces de forma independiente). Antes de eso, alteraron radicalmente los rasgos fundamentales de su forma de vida como replicadores, algo que debemos entender si es que deseamos continuar con este planteamiento.

La primera cosa que debemos comprender sobre un moderno replicador es que es altamente gregario. Una máquina de supervivencia es un vehículo que contiene no sólo un gen sino muchos miles de ellos. La fabricación de un cuerpo es una empresa cooperativa tan intrincada que es casi imposible determinar la contribución de un gen

diferenciándolo de la contribución de otro.[8] Un gen dado tendrá efectos muy distintos en diferentes partes del cuerpo. Una parte determinada del cuerpo puede ser influida por

---

[8] Aquí figura mi respuesta a los críticos al «atomismo» genético. Estrictamente se trata de una anticipación, y no de una respuesta, pues ¡es anterior a la crítica! Siento tener que citarme tanto, pero los pasajes relevantes de *El gen egoísta* parecen inquietantemente fáciles de pasar por alto. Por ejemplo, en «Grupos de ayuda y genes egoístas» (en *The Panda's thumb),* S.J. Gould decía:

No existe un gen «para» fragmentos morfológicos tan claros como la rodilla izquierda o la uña. Los cuerpos no pueden atomizarse en partes, construida cada una de ellas por un gen individual. Centenares de genes contribuyen a la formación de la mayoría de las partes del cuerpo... Gould escribió esto en una crítica de *El gen egoísta.* Pero mis palabras eran estas:

La formación de un cuerpo es una empresa cooperativa de tal complejidad que es casi imposible determinar la contribución de un gen diferenciándola de la contribución de otro. Un gen dado tendrá efectos muy distintos en diferentes partes del cuerpo. Una parte determinada del cuerpo puede ser influida por muchos genes, y el efecto de cualquier gen depende de la interacción con muchos otros. Y también:

Por independientes y libres que puedan ser los genes en su viaje a través de las generaciones, *no* son nada libres e independientes en el control del desarrollo embrionario. Colaboran e interactúan de forma enormemente compleja, tanto entre sí como con el entorno. Expresiones como «genes para piernas largas» o «genes para una conducta altruista» son formas de hablar convenientes, pero es importante comprender lo que significan. No hay gen que configure individualmente una pierna, larga o corta. La configuración de una pierna es una empresa cooperativa de muchos genes. También son indispensables las influencias del entorno; después de todo, ¡en realidad las piernas están hechas de comida! Pero lo que sí puede haber es un único gen que, *en igualdad de condiciones,* tienda a producir unas piernas más largas o más cortas de lo que habrían sido bajo la influencia del alelo del gen. En el siguiente párrafo ampliaba la idea mediante una analogía con los efectos de un fertilizante en el crecimiento del trigo. Aunque Gould estuviese de antemano tan seguro de que yo soy un atomista ingenuo, es casi seguro que pasó por alto los largos pasajes en los que formulo la misma tesis interaccionista en la que luego insiste él. Gould prosigue:

Dawkins necesitaría otra metáfora: los genes compitiendo, formando alianzas, mostrando deferencia por la oportunidad de establecer un pacto, sondeando entornos probables.

En mi analogía del remo había hecho precisamente lo que me recomienda Gould. Reléase este pasaje del remo para ver por qué Gould, aunque coincidimos en muchas cosas, se equivoca al afirmar que la selección natural «acepta o rechaza organismos enteros porque series de partes, interactúan de forma compleja, confieren ventajas». La verdadera explicación de la «cooperación» de los genes es que:

Los genes se seleccionan no por su «bondad» aislada, sino por su bondad relativa ante el contexto de otros genes del *pool* genético. Un buen gen debe ser compatible con, y complementario a, los otros genes con los que tiene que compartir una larga sucesión de cuerpos. He escrito una respuesta más detallada a las críticas al atomismo genético en *The extended phenotype,* especialmente en las páginas 116-17 y 239-47. 9. Las palabras exactas de Williams, en *Adaptation and natural selection,* son: Utilizo el término gen como «algo que se segrega y recombina con considerable frecuencia. Un gen podría definirse como cualquier información hereditaria que tiene una probabilidad favorable o desfavorable de selección igual a un número varias o muchas veces superior a su tasa de cambio endógeno.

muchos genes, y el efecto de cualquier gen depende de su interacción con muchos otros. Algunos genes actúan como genes maestros, controlando las operaciones de una multitud de otros genes. En términos de la analogía que hemos estado empleando, cualquier página dada de los planos hace referencia a muchas partes distintas del edificio; y cada página tiene sentido sólo en término de remisión a muchas otras páginas.

Esta intrincada interdependencia de los genes puede hacer que la gente se sorprenda del empleo de la palabra «gen». ¿Por qué no utilizar un nombre colectivo como «compuesto de genes»? La respuesta es que, considerando ciertos objetivos, constituye, una buena idea. Pero si consideramos el problema desde otro ángulo, es también razonable pensar que el compuesto de genes está dividido en replicadores separados y distintos, o genes. Ello surge debido al fenómeno del sexo. La reproducción sexual tiene el efecto de mezclar y revolver los genes. Ello significa que cualquier cuerpo de un determinado individuo es sólo un vehículo temporal para una combinación de genes de breve duración. La *combinación* de genes que es cualquier individuo puede ser de corta vida pero los genes mismos son, potencialmente, de larga vida. Sus caminos se cruzan y vuelven a *cruzar* constantemente a través de las generaciones.

Un gen puede ser considerado como una unidad que sobrevive a través de un gran número de cuerpos sucesivos e individuales. Este planteamiento constituye el argumento central del presente capítulo. Algunos de mis más respetados colegas difieren de él y rehúsan, obstinadamente, aceptarlo de tal manera que se me debe disculpar si insisto en exponerlo. En primer lugar debo exponer, brevemente, los aspectos relativos al sexo.

Ya dije que los planos para construir un cuerpo humano están detallados en 46 volúmenes. En realidad, fue una simplificación exagerada. La verdad es bastante excéntrica. Los 46 cromosomas consisten en *23 pares* de cromosomas. Podríamos decir que archivados en el núcleo de cada célula se encuentran dos juegos alternativos de 23 volúmenes de planos. Denominémoslos Volumen *1a* y Volumen *1b,* Volumen *2a y* Volumen *2b,* etc., hasta llegar al Volumen *23a* y al Volumen *23b.* Por supuesto, los números de identificación que se utilizan para los volúmenes, así como los empleados más adelante para las páginas, son totalmente arbitrarios.

Recibimos cada cromosoma intacto de uno de nuestros dos progenitores, en cuyo teste u ovario se encontraba congregado. Supongamos que los Volúmenes *1a, 2a, 3a...,* provienen del padre. Y los Volúmenes *1b, 2b, 3b...,* de la madre. En la práctica es muy difícil, pero teóricamente se podría observar mediante un microscopio a los 46 cromosomas en cualquiera de nuestras células y distinguir los 23 procedentes del padre y los 23 procedentes de la madre.

Los pares de cromosomas no pasan toda su vida físicamente en contacto, ni siquiera cerca uno de otro. ¿En qué sentido forman, entonces, un par? En el sentido de que cada volumen que proviene originalmente del padre puede ser considerado, página por página, como una alternativa directa a un volumen especial que provenga, originalmente, de la madre. Citemos un ejemplo: la página 6 del Volumen 13a y la página 6 del Volumen 13b podrían tratar los dos «sobre» el color de los ojos. Quizás en uno diga «azul», mientras que en el otro diga «castaño».

En ocasiones, las dos páginas de alternativas son idénticas, pero en otros casos, como en nuestro ejemplo del color de los ojos, difieren. Si hacen «recomendaciones» contradictorias, ¿qué hace el cuerpo? La respuesta varía. En algunas ocasiones una lectura prevalece sobre la otra. En el ejemplo que acabamos de ofrecer sobre el color de los ojos, la persona tendría en realidad ojos de color castaño: las instrucciones para hacer ojos azules serán ignoradas al construir el cuerpo, lo que no impide que sean transmitidas a futuras generaciones. Un gen que es ignorado de esta forma es denominado *recesivo.* Lo opuesto a un gen recesivo es un gen *dominante.* El gen que determina ojos de color castaño es dominante en relación al gen que determina ojos azules. Una persona tiene ojos azules solamente si ambas copias de la página pertinente coinciden unánimemente en recomendar ojos azules. Sucede, más a menudo, que cuando dos genes alternativos no son idénticos, el resultado es un tipo de compromiso —la característica considerada se elabora de acuerdo con un diseño intermedio o resulta algo diferente.

Se dice que dos genes son *alelos* uno respecto al otro cuando son rivales en cuanto al mismo lugar del cromosoma, como los genes que determinan los ojos de color castaño y los ojos azules. En cuanto a nuestros propósitos se refiere, consideraremos el término alelo como sinónimo de rival. Imaginémonos que los volúmenes que contienen los planos del arquitecto tienen sus hojas sueltas de tal manera que pueden ser desprendidas e intercambiadas. Cada volumen 13 debe tener una página 6, pero existen varias páginas 6 que pueden ser elegidas y que podrían ser intercaladas entre las páginas 5 y 7. Una versión dice «ojos azules», otra versión con posibilidades de ser elegida señala «ojos de color castaño», puede incluso haber otras versiones que determinen otros colores, como el verde. Quizás exista media docena de alelos alternativos situados en la posición de la página 6 en los treceavos cromosomas diseminados entre los individuos que constituyen la especie considerada. Cada individuo puede tener un máximo de dos alelos en la posición de la página 6. Puede, como en el caso de una persona de ojos azules, poseer dos copias del mismo alelo, o puede tener dos alelos distintos elegidos de la media docena de alternativas posibles existentes en la población y que se encuentran en disposición de ser elegidos.

Por supuesto, nadie puede extraer directamente los genes que le interesen del conjunto de genes disponible para toda la población, pues los genes se encuentran encerrados dentro de las máquinas de supervivencia.

Recibimos nuestros genes en el momento de nuestra concepción y no está a nuestro alcance el modificar dicha situación. Sin embargo, en cierto sentido y a largo plazo podemos considerar, en general, que el conjunto de genes de una población constituyen un *acervo génico.* Esta expresión es, en realidad, un término técnico empleado normalmente por los genetistas.

El acervo génico es una abstracción útil, ya que los sexos mezclan los genes, si bien es cierto que lo hacen de una manera cuidadosamente organizada. Especialmente, como veremos en seguida, sucede algo parecido al desprendimiento e intercambio de hojas sueltas en los volúmenes de que hablábamos anteriormente.

He descrito la división normal de una célula en dos nuevas células y he afirmado que cada una de ellas recibe una copia completa de la totalidad de los 46 cromosomas.

Esta división normal de las células recibe el nombre de *mitosis.* Pero existe otro tipo de división celular, denominada *meiosis.* Ésta sólo tiene lugar en la producción de células sexuales: los espermatozoides o los óvulos. Tanto los espermatozoides como los óvulos son las únicas entre todas nuestras células que en lugar de contener 46 cromosomas contienen solamente 23. Es decir, por supuesto, que contienen la mitad exacta de 46 — algo muy conveniente cuando se fusionan en la fertilización sexual para fabricar un nuevo individuo! La meiosis es un tipo especial de división celular que tiene lugar sólo en los testículos y en los ovarios, en la cual una célula que tiene un doble juego de 46 cromosomas se divide para formar células sexuales que poseen un solo juego de 23 cromosomas (empleamos los números corrientes como medio ilustrativo).

Un espermatozoide, con sus 23 cromosomas, es el resultado de la división meiótica producida en el testículo de una de las células ordinarias de 46 cromosomas. ¿Cuáles son los 23 cromosomas que contiene cada espermatozoide? Obviamente es importante que un espermatozoide no obtenga los 23 cromosomas antiguos: no deben resultar dos copias del volumen 13 y ninguna del volumen 17. Teóricamente sería posible que un individuo dotase a uno de sus espermatozoides de cromosomas provenientes, digamos como ejemplo, de su madre; es decir, volumen *1b, 2b, 3b,.... 23b.* Sí sucediese este hecho tan poco probable, una criatura concebida mediante este espermatozoide heredaría la mitad de sus genes de su abuela paterna y ninguno de su abuelo paterno. Pero en la realidad esta distribución grosera, que abarca a la totalidad de los cromosomas, no sucede. La realidad es bastante más compleja. Es necesario recordar que se debe considerar a los volúmenes (cromosomas) como verdaderos archivadores de hojas sueltas. Lo que sucede en verdad es que, durante la fabricación del semen, las páginas sueltas, o mejor dicho, los montoncillos formados por múltiples páginas, son desprendidos e intercambiados con los correspondientes montoncillos de hojas de los volúmenes alternativos. De tal manera que un espermatozoide determinado podría formar su volumen 1 empleando las primeras 65 páginas del volumen *1a*, y las páginas comprendidas entre la 66 y la final del volumen *1b.* Los 22 volúmenes restantes de este determinado espermatozoide podrían ser formados de manera similar. De tal manera que cada espermatozoide creado por un individuo es único, aun cuando todos sus espermatozoides reúnan sus 23 cromosomas de trocitos del mismo juego de 46 cromosomas. Los óvulos son hechos de manera similar en los ovarios, y también ellos, todos y cada uno de ellos, son únicos.

Se sobreentiende, bastante bien, el mecanismo verdadero de estas combinaciones. Durante la fabricación de un espermatozoide (o de un óvulo), pedacitos de cada cromosoma paterno se desprenden físicamente e intercambian posiciones con trocitos exactamente correspondientes de cromosomas maternos. (Debemos recordar que estamos hablando de cromosomas que provinieron, originalmente, de los padres del individuo que está fabricando el semen.) El proceso por el cual se intercambian trocitos de cromosomas se denomina *entrecruzamiento.* Es algo muy importante para el argumento del presente libro. Significa que si empleas tu microscopio para examinar a los cromosomas que posee uno de tus espermatozoides (u óvulos, si eres mujer), sería una pérdida de tiempo tratar de identificar aquellos cromosomas que originalmente provinieron de tu padre o de tu madre. (En definido contraste con el caso de las células ordinarias del cuerpo). Cada uno

de los cromosomas que se encuentran ubicados en un espermatozoide (o en un óvulo) es un verdadero mosaico de genes maternos y genes paternos.

La metáfora que hemos utilizado al comparar el gen con una página empieza aquí a dejar de sernos útil. En un archivador de hojas sueltas podemos insertar una página completa, sacarla o intercambiarla, pero no podemos hacerlo con una fracción de página. Ahora bien, el complejo de genes es como una larga cadena de letras nucleótidas, no está dividido en páginas distintas de una manera obvia. Sin duda, existen símbolos especiales para indicar FIN DEL MENSAJE DE LA CADENA DE PROTEÍNAS y COMIENZO DEL MENSAJE DE LA CADENA DE PROTEÍNAS, escrito en el mismo alfabeto de cuatro letras que emplean los mismos mensajes de proteínas. Entre estos dos signos de puntuación se encuentran las instrucciones codificadas para la fabricación de una proteína. Si así lo deseamos, podemos definir un único gen como una secuencia de letras nucleótidas situadas entre un símbolo que indica COMIENZO y otro que indica FIN, y que codifican una cadena de proteínas. La palabra *cistrón* ha sido empleada para una unidad definida de esta manera, y algunas personas utilizan el término *gen* de modo intercambiable con el término cistrón. Pero el cruzamiento no respeta fronteras entre los cistrones. Las divisiones pueden ocurrir dentro de los cistrones así como entre ellos. Es como si los planos del arquitecto estuviesen escritos, no en páginas distintas sino en 46 rollos de cinta de teleimpresor. Los cistrones no tienen una longitud determinada. La única forma de saber dónde termina un cistrón y empieza el siguiente, sería la lectura de los símbolos en la cinta, buscando los símbolos que indiquen FIN DEL MENSAJE y COMIENZO DEL MENSAJE. El entrecruzamiento está representado por el hecho de tomar cintas paternas y maternas que se correspondan y cortar e intercambiar porciones que hagan juego unas con otras, sin considerar lo que en ellas esté escrito.

En el título de este libro la palabra *gen* significa no un mero cistrón sino algo más sutil. Mi definición no será del agrado de todos, pero no existe una definición universalmente aceptada de lo que es un gen. Aun si la hubiera, nada hay de sagrado en una definición. Podemos definir una palabra como lo deseemos según nuestros propósitos, siempre que lo hagamos con claridad y sin ambigüedad. La definición que deseo emplear proviene de G. C. Williams.[9] Un gen es definido como una porción de

---

[9] El libro de Williams se ha convertido, justificadamente, en un clásico, respetado tanto por los sociobiólogos como por los críticos de la sociobiología. Creo que está claro que Williams nunca se consideró defensor de nada nuevo o revolucionario con su «seleccionismo genético», como tampoco yo lo fui en 1976. Ambos pensamos que estábamos, simplemente, reafirmando un principio fundamental de Fisher, Haldane y Wright, los fundadores del «neodarwinismo» de los años 30. No obstante, quizás por nuestro taxativo lenguaje, algunas personas, incluido el propio Sewall Wright, han hecho lo que parece una excepción a nuestra tesis de que «el gen es la unidad de selección». Su razón básica es que la selección natural contempla los organismos, y no los genes que hay en su interior. Mi respuesta a ideas como la de Wright está en *The extended phenotype,* especialmente en las páginas 238-47. Las ideas más recientes de Williams sobre la cuestión del gen como unidad de la selección, en su «Defensa del reduccionismo en biología evolutiva» son tan penetrantes como siempre. Algunos filósofos, como por ejemplo D.L. Hull, K. Sterelny y

material cromosómico que, potencialmente, permanece durante suficientes generaciones para servir como una unidad de selección natural. Según lo explicado en capítulos anteriores, un gen es un replicador con una alta fidelidad de copia. Fidelidad de copia es otra forma de decir longevidad-en-forma-de-copia, y me limitaré a abreviar todo ello con el término longevidad. La definición requiere cierta justificación.

En cualquier definición, un gen debe ser una porción de un cromosoma. La pregunta radica en el tamaño de dicha porción: ¿Cuánto de la cinta de teleimpresor? Imaginémonos cualquier secuencia de letras del código que se encuentren adyacentes en la cinta. Llamemos a la secuencia *unidad genética*. Podría ser una secuencia de sólo diez letras dentro de un cistrón; podría ser una secuencia de ocho cistrones; podría empezar y finalizar en medio de un cistrón. Se superpondría a otras unidades genéticas. Incluiría unidades más pequeñas y formaría parte de unidades mayores. No importa cuan larga o corta sea, en consideración al argumento que sostenemos, ello es lo que denominamos una unidad genética. Es sólo una medida de cromosoma, no diferenciada físicamente, de manera alguna, del resto del cromosoma.

Surge ahora el punto importante. Mientras más corta sea una unidad genética, mayores serán —medidas en generaciones— sus posibilidades de supervivencia. En especial, tiene menores probabilidades de ser dividida por cruzamiento. Supongamos que un cromosoma es probable que sufra, por término medio, un entrecruzamiento cada vez que se forma un espermatozoide o un óvulo mediante la división meiótica, y que este entrecruzamiento puede suceder en cualquier lugar de su longitud. Si consideramos una unidad genética bastante extensa, digamos que abarque la mitad de la longitud del cromosoma, existe un 50% de posibilidades de que dicha unidad sea dividida en cada meiosis. Si la unidad genética que estamos considerando abarca sólo el 1% de la longitud del cromosoma, tiene sólo el 1% de posibilidades de ser dividido en cualquiera de las divisiones meióticas. Ello significa que se puede esperar que la unidad sobreviva durante un considerable número de generaciones en los descendientes del individuo. Un cistrón aislado es probable que ocupe mucho menos del 1% de la longitud del cromosoma. Incluso se puede suponer que aun un grupo de cistrones que se encuentren cerca unos de otros vivan durante muchas generaciones antes de ser separados por el cruzamiento. El promedio de vida de una unidad genética puede ser expresado adecuadamente en términos de generaciones, que a su vez pueden convertirse en años. Si consideramos un cromosoma total como nuestra presunta unidad genética, veremos que la historia de su vida dura solamente una generación. Supongamos que se trata de tu cromosoma número 8a, heredado de tu padre. Fue creado dentro de uno de los testículos de tu padre, poco tiempo antes de que tú fueras concebido. Nunca había existido antes en toda la historia del universo. Fue creado mediante el proceso de intercambio meiótico, fabricado por la unión de pedazos de cromosomas provenientes de tu abuela paterna y de tu abuelo paterno. Fue puesto dentro de un espermatozoide determinado y fue único. El

---

P.Kitcher y M. Hampe y S.R.Morgan, también han realizado recientemente útiles contribuciones para aclarar la cuestión de las «unidades de selección». Desgraciadamente, otros filósofos que han confundido la cuestión.

espermatozoide era uno entre varios millones, una vasta flota de pequeños navíos que navegaron juntos hacia el interior de tu madre. Este espermatozoide en especial (a menos que seas un gemelo no idéntico) fue el único de la flotilla que llegó a puerto en uno de los óvulos de tu madre: y es por ello que tú existes. La unidad genética que estamos considerando, tu cromosoma 8a, se puso a hacer copias de sí mismo junto al resto de tu material genético. Ahora existe, de manera duplicada, en todo tu cuerpo. Pero cuando tú, a tu vez, tengas hijos, este cromosoma será destruido al fabricar tus óvulos (o espermatozoides). Pedazos de él serán intercambiados con pedazos de tu cromosoma materno número 8b. En cada una de las células sexuales se creará un nuevo cromosoma número 8, quizá «mejor» que el anterior, quizá «peor», pero, exceptuando una coincidencia bastante improbable, definitivamente diferente, definitivamente único. La duración máxima de vida de un cromosoma es de una generación.

¿Qué sucede con la duración máxima de vida de una unidad genética más pequeña, digamos de un 1% de la longitud de tu cromosoma 8a? Esta unidad también provino de tu padre, pero es muy probable que no fuese originalmente armada en él. Continuando con el razonamiento anterior, existe un 99% de posibilidades de que él la recibiera intacta de uno de sus dos progenitores. Supongamos que fue de su madre, de tu abuela paterna. Nuevamente, existe un 99% de probabilidades de que ella la heredase intacta de uno de sus progenitores. A la larga, si investigamos lo suficiente los antepasados de una pequeña unidad genética, descubriremos a sus creadores originales. En alguna etapa hubo de ser creada por primera vez dentro de un testículo o de un ovario perteneciente a uno de tus predecesores.

Permítaseme repetir que empleo el término «crear» en un sentido algo especial. Las pequeñas subunidades que componen la unidad genética que estamos analizando bien puede ser que existieran desde mucho tiempo atrás. Nuestra unidad genética fue creada en un determinado momento sólo en el sentido en que la *disposición* particular de las unidades que así la definen no existían antes de ese momento. El momento de su creación pudo haber ocurrido en fecha bastante reciente, digamos, en uno de tus abuelos. Pero si consideramos una unidad genética muy pequeña, puede haberse integrado al conjunto que forma la unidad genética en un antepasado bastante más lejano, quizás un predecesor prehumano con apariencia de mono. Es más, una pequeña unidad genética dentro de ti puede continuar recorriendo la misma distancia hacia el futuro, transmitiéndose intacta a través de una larga línea de tus descendientes.

Recordemos, también, que los antepasados de un individuo no constituyen una línea única sino una línea ramificada. Cualquiera de tus antepasados que haya sido el «creador» de un determinado trozo de tu cromosoma 8a, ya sea él o ella, es probable que tenga muchos otros descendientes además de ti. Una de tus unidades genéticas puede también existir en un primo tuyo de segundo grado. Puede existir en mí, en el Primer Ministro y en tu perro, ya que todos compartimos nuestros antepasados si retrocedemos en el tiempo lo suficiente. También es posible que, debido a la casualidad, la misma unidad pequeña se haya integrado varias veces de forma independiente. Si la unidad es pequeña, la coincidencia no es demasiado improbable. Cuanto más pequeña sea una

unidad genética, mayores son las posibilidades de que otro individuo la comparta —es más probable que esté representada muchas veces, en todo el mundo, en forma de copias.

Una nueva unidad genética se forma, usualmente, mediante el cruzamiento de subunidades existentes previamente y que, ocasionalmente, se juntan. Otra manera sería mediante lo que se denomina *mutación fija*. Una mutación fija es un error correspondiente a la errata de una letra en un libro. Es un error muy poco frecuente, pero, evidentemente, cuanto más larga sea una unidad genética más posibilidades tiene de verse alterada por una mutación en algún punto de su longitud.

La *inversión* es otro tipo de falta o mutación que tiene importantes consecuencias a largo plazo y que es muy infrecuente. Un trozo del cromosoma se desprende en ambos extremos, gira hasta quedar en una posición invertida y se vuelve a insertar en dicha posición. En términos de la analogía anterior, este fenómeno requeriría una renumeración de las páginas. En ocasiones, las porciones de cromosomas no sólo se invierten simplemente sino que también se unen a una parte totalmente distinta del cromosoma. Ello correspondería a transferir un montoncillo de páginas de un volumen a otro. La importancia de este tipo de errores radica en que, aunque a menudo es desastroso, puede ocasionalmente llevar a un íntimo *enlace* de partes de dicho material genético que, por casualidad, funcionan bien juntas. Quizá suceda que dos cistrones que tienen un efecto beneficioso cuando ambos están presentes —ya sea porque se complementan o refuerzan de alguna manera, y de forma recíproca, el efecto producido por el otro—, se aproximen uno al otro por medio de la inversión. La selección natural tenderá entonces a favorecer la nueva «unidad genética» así formada, y ésta se propagará a través de las futuras generaciones. Es posible que, a través de los años, los complejos de genes se hayan reacomodado extensamente o hayan sido «editados» de esta forma.

Uno de los ejemplos más evidentes de lo anteriormente expuesto concierne al fenómeno conocido como *mimetismo*. Algunas mariposas tienen un sabor muy desagradable. A menudo poseen unos colores brillantes y nítidos y los pájaros aprenden a evitarlas debido a estas señales de «advertencia». Sucede que otras especies de mariposas que no tienen sabor desagradable han sacado provecho de esta información. *Imitan* a aquellas cuyo sabor disgusta a los pájaros. Nacen semejantes a ellas en cuanto a color y forma, pero no en sabor. Engañan, a menudo, a los naturalistas humanos y también a los pájaros. Un ave que ha probado alguna vez una mariposa genuinamente desagradable tiende a evitar a todas las mariposas que se le parezcan. Ello incluye la imitación y, por tanto, los genes que determinan el mimetismo son favorecidos por la selección natural. Es así como evoluciona el mimetismo.

Existen muchas especies diferentes de mariposas «desagradables» y no todas tienen el mismo aspecto. El mimetista no puede parecerse a todas ellas: debe limitarse a una especie particular de estas mariposas de mal sabor. En general, cualquier especie particular de mimetista es una especialista en imitar a una especie particular de las desagradables. Pero existen especies de mimetistas que hacen algo muy extraño. Algunos individuos de la especie imitan a una especie desagradable y otros individuos imitan a otra. Cualquier individuo que se encuentre en el estado intermedio o que intente imitar a ambas especies pronto será devorado; pero tales seres intermedios no nacen. Así como un

individuo es definitivamente macho o definitivamente hembra, así una mariposa imita a una u otra de las especies de mal sabor. Una mariposa puede imitar a la especie *A* mientras su hermana imita a la especie *B.*

Parece ser que un solo gen determina si un individuo imitará a la especie *A* o a la especie *B.* Pero, ¿cómo puede un solo gen determinar todos los aspectos multifarios del mimetismo, como el color, forma, dibujo del patrón o ritmo de vuelo? La respuesta es que un gen, considerado en el sentido de un *cistrón,* probablemente no pueda hacerlo. Pero, mediante la «edición» inconsciente y automática lograda por inversiones y otros reajustes accidentales del material genético, un gran grupo de genes que antes habían permanecido separados se han juntado, en un racimo estrechamente unido, en un cromosoma. El grupo, en su totalidad, se comporta como un solo gen —en realidad, y de acuerdo a nuestra definición, *es* ahora un solo gen— y posee un «alelo» que es, en realidad, otro grupo. Un grupo contiene los cistrones concernientes al mimetismo de la especie *A;* el otro los concernientes a la especie *B.* Cada grupo se divide tan raramente por el cruzamiento que una mariposa intermedia nunca se ve en la naturaleza, pero, muy ocasionalmente, aparecen si un gran número de mariposas son criadas en el laboratorio.

Empleo la palabra gen para designar a una unidad genética que es bastante pequeña para durar un gran número de generaciones y para ser distribuida y esparcida en forma de muchas copias. No es ésta una definición rígida y excluyente, sino un tipo de definición imprecisa, como lo son las definiciones de «grande» o «viejo». Cuanto mayores sean las probabilidades de que la longitud de un cromosoma permita que sea dividido por entrecruzamiento o alterado por las mutaciones de diversos tipos, estará menos calificado para ser denominado gen en el sentido en que yo empleo el término. Un cistrón presumiblemente califica, pero también lo hacen unidades mayores. Una docena de cistrones pueden encontrarse tan estrechamente ligados entre sí en un cromosoma que, para nuestros propósitos, constituyen una única unidad genética duradera. El grupo mimético de la mariposa constituye un buen ejemplo. A medida que los cistrones abandonan un cuerpo y penetran en el siguiente, a medida que se embarcan en un espermatozoide o en un óvulo para efectuar el viaje a la nueva generación, acaso se encuentren con que el pequeño navío contiene a sus más íntimos vecinos del viaje anterior, antiguos compañeros de viaje con los cuales navegaron durante la larga odisea a partir de los cuerpos de lejanos antepasados. Los cistrones aledaños del mismo cromosoma forman una compañía estrechamente unida de compañeros de viaje que rara vez dejan de subirse a bordo del mismo navío cuando se aproxima el tiempo en que la meiosis tiene lugar.

Para ser rigurosos, el título de este libro no habría de ser *El cistrón egoísta* ni *El cromosoma egoísta,* sino *El levemente egoísta gran trozo de cromosoma y el aún más egoísta pequeño trozo de cromosoma.* Digamos, al menos, que éste no es un título muy fascinante ni fácil de recordar, de tal manera que opté por definir al gen como un pequeño trozo de cromosoma que, potencialmente, permanece durante muchas generaciones, y titulé el libro *El gen egoísta.*

Hemos llegado ahora al punto en que finalizamos el capítulo primero. Vimos allí que se debe esperar una actitud egoísta en cualquier entidad que merezca el título de

unidad básica de selección natural. Hemos visto que algunas personas consideran a las especies como la unidad de selección natural, otros, a la población o grupo dentro de las especies, y otros, al individuo. Dije que prefería pensar en el gen como la unidad fundamental de selección natural y, por lo tanto, como la unidad fundamental del egoísmo. Lo que acabo de hacer es *definir* al gen de tal manera que no puedo sino tener razón.

La selección natural, considerada en su forma más general, significa la supervivencia diferencial de los seres. Algunos seres viven y otros mueren pero, para que esta muerte selectiva produzca algún impacto en el mundo, debe cumplir una condición adicional. Cada ser debe existir en forma de muchas copias, y al menos algunos de estos seres deben ser, potencialmente, capaces de sobrevivir —en forma de copias— durante un período significativo de tiempo evolutivo. Las unidades genéticas pequeñas poseen estas propiedades; no así los individuos, grupos y especies. El gran acierto de Gregor Mendel fue demostrar que las unidades hereditarias pueden ser consideradas, en la práctica, como partículas indivisibles e independientes. Actualmente sabemos que este concepto es demasiado simple. Aun un cistrón es, ocasionalmente, divisible y dos genes del mismo cromosoma no son totalmente independientes. Lo que yo he hecho es definir al gen como una unidad, la cual, en un alto porcentaje, *se aproxima* al ideal de singularidad indivisible. Un gen no es indivisible, pero rara vez es dividido. Se encuentra ya sea definitivamente presente o decididamente ausente en el cuerpo de cualquier individuo determinado. Un gen viaja intacto del abuelo al nieto pasando directamente a través de la generación intermedia sin haberse combinado con otros genes. Si los genes se fusionaran continuamente con otros la selección natural, según ahora la entendemos, sería imposible. A propósito, ello fue probado en vida de Darwin y fue para él causa de gran preocupación, pues en aquellos tiempos se suponía que la herencia era un proceso de mezcla o combinación. El descubrimiento de Mendel ya había sido publicado y hubiese podido ayudar a resolver el problema de Darwin, pero, desgraciadamente, él nunca se enteró: parece que nadie lo leyó hasta años después de la muerte de Darwin y de Mendel. Quizá Mendel no se dio cuenta de la importancia de su descubrimiento, pues en otro caso hubiese podido escribir a Darwin.

Otro aspecto de la peculiaridad del gen es que no se vuelve senil; no es más probable que muera cuando tiene un millón de años que cuando sólo tiene cien. Salta de un cuerpo a otro a través de las generaciones, manipulando un cuerpo tras otro de acuerdo a sus propias maneras y según sus propios fines, y abandona una sucesión de cuerpos mortales antes de que se hundan en la senilidad y en la muerte.

Los genes son los inmortales, o más bien, son definidos como entidades genéticas que casi merecen esta calificación. Nosotros, las máquinas individuales de supervivencia en el mundo, podemos esperar una vida que se prolonga durante unas cuantas décadas. Pero los genes tienen en el mundo una expectativa de vida que debe ser medida no en términos de décadas sino en miles y millones de años.

En las especies que se reproducen sexualmente, el individuo es demasiado grande y es una unidad genética demasiado efímera para ser calificada como una unidad

significativa de selección natural.[10] El grupo de individuos constituye una unidad aún más grande. Desde un punto de vista genético, los individuos y los grupos son como las nubes en el cielo o las tormentas de arena en el desierto. Son conjuntos o federaciones temporales. No son estables a través del tiempo evolutivo. Las poblaciones pueden durar un considerable período de tiempo, pero se están constantemente mezclando con otras poblaciones y, por lo tanto, perdiendo su identidad. Se encuentran, también, sujetas a un cambio evolutivo interno. Una población no es una unidad bastante diferenciada para ser una unidad de selección natural; no es bastante estable y unitaria para ser «seleccionada» con preferencia a otra población.

Un cuerpo individual parece ser lo suficientemente distinto mientras dura, pero, desgraciadamente, ¿por cuánto tiempo? Cada individuo es único. ¡No se puede lograr la evolución por medio de la selección entre entidades cuando existe solamente una copia de cada entidad! La reproducción sexual no constituye una replicación. De la misma

---

[10] De acuerdo con Williams, expuse muchos de los efectos fragmentadores de la meiosis en mi tesis de que el organismo individual no puede desempeñar el papel de replicador en la selección natural. Ahora veo que esto era sólo la mitad de la historia. La otra mitad se desarrolla en *The extended phenotype* (pp. 97-9) y en mi artículo «Replicadores y vehículos». Si los efectos fragmentadores de la meiosis fuesen toda la historia, un organismo de reproducción asexual como la hembra del insecto-palo (phasma) sería un verdadero replicador, una especie de gen gigante. Pero si dicho insecto-palo cambiase —por ejemplo, si perdiera una pierna— el cambio no pasaría a las futuras generaciones. Sólo los genes se transmiten de generación en generación tanto si la reproducción es sexual como asexual. En este caso, los genes son verdaderos replicadores. En el caso de un insecto-palo asexual el replicador es el genoma entero (el conjunto de todos sus genes). Pero el mismo insecto-palo no lo es. El cuerpo de un insecto-palo no está configurado como réplica del cuerpo de otro de una generación anterior. El cuerpo de cualquier generación vuelve a surgir a partir de un huevo, bajo la dirección de su genoma, que *es* una réplica del genoma de la generación anterior.

Todos los ejemplares impresos de este libro serán iguales entre sí. Serán réplicas, pero no replicadores. Serán réplicas no porque se hayan copiado unos a otros, sino porque todos han copiado los mismos fotolitos. No constituyen un linaje de copias, en el que algunos libros son los antepasados de otros. Se crearía un linaje de copias si fotocopiásemos la página de un libro, luego fotocopiásemos la fotocopia, luego la fotocopia de la fotocopia, etc. En este linaje de páginas, habría realmente una relación antepasado/descendiente. Cualquier defecto que mostrase una copia cualquiera de la serie se reproduciría en los descendientes, pero no en los antepasados. Una serie antepasado/descendiente de este tipo posee el potencial para evolucionar.

Superficialmente, las generaciones sucesivas de los cuerpos de insectos-palo parecen constituir un linaje de réplicas. Pero si se modifica experimentalmente a un miembro de dicho linaje (por ejemplo, quitándole una pata), el cambio no pasa a la siguiente generación. En contrapartida, si se modifica experimentalmente un miembro del linaje de genomas (p. ej., mediante rayos X), el cambio se transmitirá a los descendientes. Más que el efecto fragmentador de la meiosis, esta es la razón fundamental para afirmar que el organismo individual no es la «unidad de selección»; que no es un verdadero replicador. Es una de las consecuencias más importantes del hecho, universalmente admitido, de que la teoría «lamarckiana» de la herencia es falsa.

manera que una población se ve contaminada por otras poblaciones, así la posteridad individual es contaminada por su pareja sexual. Tus hijos son sólo la mitad de ti, y tus nietos, sólo una cuarta parte. En el transcurso de unas cuantas generaciones, lo más que puedes esperar es un gran número de descendientes, cada uno de los cuales sólo tendrá una pequeña porción de ti —unos cuantos genes— aun cuando unos pocos lleven, no obstante, tu apellido.

Los individuos no son elementos estables, son efímeros. Así, también, los cromosomas se entremezclan hasta quedar relegados al olvido, al igual que una partida de naipes después de ser barajadas las cartas. Pero las cartas mismas sobreviven a la barajada. Las cartas, en este caso, representan los genes. Los genes no son destruidos por el cruzamiento, se limitan a cambiar de compañeros y seguir adelante. Por supuesto que siguen adelante. Ese es su negocio. Ellos son los replicadores y nosotros somos sus máquinas de supervivencia. Cuando hemos servido nuestro propósito somos descartados. Pero los genes son los habitantes del tiempo geológico: los genes permanecerán siempre.

Los genes, al igual que los diamantes, son para siempre, pero no totalmente de igual manera que los diamantes. Lo que permanece es un cristal de diamante individual, un patrón inalterado de átomos. Las moléculas de ADN no tienen ese tipo de permanencia. La vida de cualquier molécula física de ADN es bastante breve: quizá sea cuestión de meses, y con certeza, no dura más de una vida. Pero una molécula de ADN podría, teóricamente, vivir en la forma de *copias* de sí misma durante cien millones de años. Más aún, al igual que los antiguos replicadores en el caldo primitivo, las copias de un gen particular pueden ser distribuidas por todo el mundo. La diferencia estriba en que las versiones modernas están todas pulcramente empaquetadas en los cuerpos de las máquinas de supervivencia.

Estoy recalcando la casi inmortalidad potencial del gen, bajo la forma de copias, como propiedad definidora. Definir al gen como un simple cistrón es útil para ciertos propósitos, pero, para los fines de la teoría de la evolución, la definición necesita ser ampliada. La medida de esta ampliación está determinada por la finalidad de la definición. Deseamos encontrar la unidad práctica de la selección natural. Con este fin empezamos por identificar las propiedades que debe poseer una unidad de selección natural efectiva. Según lo planteamos en el capítulo anterior, estas propiedades son longevidad, fecundidad y fidelidad en la copia. Entonces nos limitaremos a definir al «gen» como la unidad más grande que, al menos potencialmente, posee dichas propiedades. El gen es un replicador de larga vida que existe bajo la forma de muchas copias que son duplicados. No tiene una vida de duración indefinida. Ni aun un diamante es, literalmente, eterno, y hasta un cistrón puede ser dividido en dos por cruzamiento. Se define al gen como un trozo de cromosoma que es bastante corto para que dure, en potencia, el *tiempo suficiente* para que funcione como una unidad significativa de selección natural.

¿Cómo podríamos determinar con precisión lo que significa el «tiempo suficiente»? No existe una respuesta precisa. Dependerá de cuan severa sea la «presión» de la selección natural. Es decir, de cuan factible sea que una unidad genética «mala» muera en lugar de su «buen» alelo. Éste es un asunto de detalles cuantitativos que variará de un

ejemplo a otro. La unidad práctica más grande de selección natural —el gen— se encontrará, normalmente, ubicada en la escala entre el cistrón y el cromosoma.

Su inmortalidad potencial hace del gen un buen candidato como unidad básica de selección natural. Ha llegado ahora el momento de subrayar la palabra «potencial». Un gen *puede* vivir durante un millón de años, pero muchos genes nuevos ni siquiera logran superar su primera generación. Los escasos genes que tienen éxito lo deben, en parte, a la suerte, pero sobre todo a que tienen lo que se requiere, y ello significa que son aptos para fabricar máquinas de supervivencia. Producen un efecto en el desarrollo embrionario de cada cuerpo sucesivo en que se encuentran, de tal manera que dicho cuerpo tiene algunas pequeñas posibilidades más de sobrevivir y de reproducirse que las que tendría bajo la influencia de un gen rival o alelo. Demos un ejemplo: un «buen» gen podría asegurar su supervivencia tendiendo a dotar a los sucesivos cuerpos en que se encuentra, de piernas largas que ayudarían a dichos cuerpos a escapar de los predadores. Es éste un ejemplo particular, no universal. Las piernas largas no constituyen siempre una ventaja. Para un topo constituirían un impedimento. En vez de empantanarnos en detalles, ¿podemos pensar en cualidades *universales* que esperaríamos encontrar en todos los genes buenos (es decir, de larga vida)? A la inversa, ¿cuáles son las propiedades que señalan instantáneamente a un gen como «malo», de corta vida? Tal vez sean varias tales propiedades universales, pero existe una que es, en especial, relevante para este libro: a nivel del gen, el altruismo tiene que ser malo, y el egoísmo, bueno. Ello se deriva inexorablemente de nuestras definiciones de altruismo y egoísmo. Los genes compiten directamente con sus alelos por la supervivencia, ya que sus alelos en el acervo génico son rivales que podrán ocupar su puesto en los cromosomas de futuras generaciones. Cualquier gen que se comporte de tal manera que tienda a incrementar sus propias oportunidades de supervivencia en el acervo génico a expensas de sus alelos tenderá, por definición y tautológicamente, a sobrevivir. El gen es la unidad básica del egoísmo.

El principal mensaje que intenta transmitir el presente capítulo ha sido ahora enunciado. Pero he disimulado algunas complicaciones y algunas hipótesis ocultas. La primera complicación ya ha sido brevemente mencionada. No importa cuan independientes y libres puedan ser los genes en sus viajes a través de las generaciones, no son agentes muy independientes y libres en su control del desarrollo embrionario. Colaboran y actúan de maneras intrincadamente complejas, tanto en la relación de uno respecto al otro como con la del medio ambiente exterior. Las expresiones tales como «gen para piernas largas» o «gen para comportamiento altruista» son metáforas convenientes, pero es importante comprender lo que significan. No existe un gen que sin ayuda construya una pierna, ya sea larga o corta. El hacer una pierna es una empresa en la que intervienen multitud de genes. Son, también, indispensables las influencias del medio ambiente externo: después de todo, ¡las piernas están hechas, en efecto, de alimentos! Pero bien puede existir un único gen que, *siendo los demás factores iguales,* tienda a hacer las piernas más largas de lo que podrían ser bajo la influencia del alelo de dicho gen.

Como analogía, podemos pensar en la influencia de un fertilizante, digamos el nitrato, en el crecimiento del trigo. Todo el mundo sabe que las plantas de trigo crecen

más con el empleo de nitrato que sin su empleo. Pero nadie sería tan torpe como para proclamar que, por su propia cuenta, el nitrato pueda hacer una planta de trigo. La semilla, el sol, el agua y diversos minerales son obviamente, todos ellos, necesarios. Pero si todos esos demás factores se mantienen constantes, y aun si se les permite variar dentro de ciertos límites, el agregar nitrato hará que la planta de trigo crezca más. Así sucede con los genes individuales en el desarrollo de un embrión. El desarrollo embrionario es controlado por una red entrelazada de relaciones tan complejas que es mejor que no meditemos sobre ellas. Ningún factor genético o ambiental puede ser considerado como la «causa» única de ninguna parte de un bebé. Todas las partes de un bebé tienen un número casi infinito de causas y antecedentes. Pero la *diferencia* entre un bebé y otro, por ejemplo la diferencia de longitud de sus piernas, podrían ser remitidas a unas cuantas y simples diferencias de antecedentes, ya sean relativas al medio ambiente o a los genes. Son *diferencias* que tienen bastante importancia en la lucha competitiva por la supervivencia; y son las diferencias genéticamente controladas las que tienen también importancia en la evolución.

En lo que concierne a un gen, sus alelos son sus rivales mortales, pero otros genes son sólo una parte de su medio ambiente, comparables a la temperatura, alimentos, predadores o compañeros. El efecto de un gen depende de su medio ambiente, y éste incluye a otros genes. En ocasiones un gen produce un efecto en presencia de otro gen determinado, y un efecto completamente opuesto en presencia de otro grupo de genes afines. El juego completo de genes en un cuerpo constituye una especie de clima genético o antecedente que modifica o influye los efectos de cualquier gen particular.

Pero ahora, al parecer, nos enfrentamos a una paradoja. Si construir un bebé es una empresa cooperativa tan intrincada, y si cada gen necesita varios miles de genes semejantes para completar su tarea, ¿cómo podemos reconciliar esto con mi cuadro de genes indivisibles saltando como pequeños e inmortales antílopes de un cuerpo a otro a través de las generaciones; los libres, carentes de traba alguna y egoístas agentes de la vida? ¿Fue todo ello un cúmulo de tonterías? No, en absoluto. Puedo haberme dejado llevar, un poco, por la retórica, pero no estaba diciendo tonterías, y no existe una paradoja real. Podemos explicar esto empleando otra analogía.

Un remero que se valga sólo de sus propios medios no puede ganar la regata de Oxford o de Cambridge. Necesita ocho colegas. Cada uno de ellos es un especialista que se sienta siempre en una parte determinada del bote —ya sea en la proa, o de primer remero o de timonel, etc. El remar en un bote es una empresa cooperativa; sin embargo, algunos hombres son mejores que otros. Supongamos que un entrenador debe escoger su tripulación ideal de un equipo de candidatos; algunos de ellos se especializan en ocupar la posición de proa, otros son especialistas como timoneles, etc. Supongamos que él efectúa la selección de la siguiente manera. Cada día escoge a tres tripulaciones nuevas, al azar, intercambiando a los candidatos para que ocupen cada posición, y hace que las tres tripulaciones compitan entre sí. Transcurridas algunas semanas empleando este método, empezará a apreciarse que el bote ganador tiende, a menudo, a ser tripulado por los mismos individuos. Ellos son catalogados como buenos remeros. Otros individuos se encuentran siempre en las tripulaciones más lentas y son, finalmente, rechazados. Pero

aun un remero sobresalientemente bueno puede ser, a veces, miembro de una tripulación lenta, ya sea por la inferioridad de los demás miembros o debido a la mala suerte —digamos un fuerte viento en contra. Sólo *como promedio* tienden a encontrarse los mejores hombres en el bote ganador.

Los remeros equivalen a los genes. Los rivales que intentan ocupar cada asiento del bote son los alelos potencialmente capaces de ocupar el mismo puesto en algún lugar de la longitud del cromosoma. El hecho de remar rápido corresponde a la construcción de un cuerpo que tenga éxito en la supervivencia. El viento equivale al medio ambiente externo. El conjunto de candidatos alternativos representa al acervo génico. En lo que respecta a la supervivencia de cualquier cuerpo, todos los genes se encuentran en el mismo bote. Muchos genes buenos se juntan con malas compañías y se encuentran compartiendo un cuerpo con un gen letal, que destruye al cuerpo en la niñez. Así, el gen bueno es destruido junto con el resto. Pero éste es sólo un cuerpo, y réplicas del mismo buen gen continúan viviendo en otros cuerpos que carecen del gen letal. Muchas copias de los genes buenos son arrastradas y destruidas porque da la casualidad de que comparten un cuerpo con genes malos, y muchos perecen mediante otras formas de mala suerte, digamos cuando su cuerpo es quemado por un rayo. Pero, por definición, la suerte, buena o mala, golpea al azar, y un gen que *permanentemente* se encuentra en el lado de los perdedores no es que sea desafortunado: es un mal gen.

Una de las cualidades de un buen remero es saber trabajar bien en equipo, tener la habilidad de adaptarse y cooperar con el resto de la tripulación. Ello puede ser tan importante como poseer músculos fuertes. Como vimos en el caso de las mariposas, la selección natural puede, inconscientemente, «editar» un complejo de genes por medio de inversiones y otros toscos movimientos de trozos de cromosomas, y, por lo tanto, uniendo en grupos estrechamente relacionados a genes que cooperan bien estando juntos. También en otro sentido los genes que no se encuentran relacionados físicamente de forma alguna, pueden ser seleccionados por su compatibilidad mutua. Un gen que coopere bien con la mayoría de los demás genes con que probablemente se encuentre en los sucesivos cuerpos, es decir, con los genes que constituyen el resto del acervo génico, tenderá a estar en ventaja.

Demos un ejemplo. Es deseable que en el cuerpo de un carnívoro eficiente se encuentre un determinado número de atributos, entre ellos, los dientes afilados, el tipo adecuado de intestino que digiera bien la carne, y muchos otros. Un herbívoro eficiente, por otra parte, necesita dientes planos aptos para triturar y un intestino bastante más largo, con una fisiología digestiva distinta. En el acervo génico de una población de herbívoros, cualquier nuevo gen que confiera a su poseedor dientes agudos propios para devorar la carne no tendrá mucho éxito. Ello no se debe a que comer carne sea universalmente una mala idea, sino porque no se puede comer carne eficientemente a menos que se posea el tipo de intestino adecuado y todos los demás atributos de la forma de vida de un carnívoro. Los genes que determinan los dientes agudos, apropiados para la carne, no son inherentemente malos genes, son malos sólo en un acervo génico que esté dominado por genes que poseen las cualidades aptas para los herbívoros.

Ésta es una noción sutil y complicada. Es complicada porque el «medio ambiente» de un gen consiste principalmente en los otros genes, cada uno de los cuales es seleccionado por su habilidad en cooperar con *su* medio ambiente formado por los demás genes.

Una analogía adecuada que ilustre este punto sutil existe, pero no está tomada de la experiencia diaria. Es la analogía relacionada con la «teoría del juego» humana, que será presentada en el capítulo V en relación con las competencias agresivas entre los animales individuales. Postergaré, por lo tanto, mis argumentaciones sobre este punto hasta el final de dicho capítulo, y retornaré al mensaje central del presente tema. Y es que la unidad básica de la selección natural no es la especie, ni la población, ni siquiera el individuo, sino las pequeñas unidades de material genético que convenimos en llamar genes. La piedra angular de esta hipótesis, según lo señalamos anteriormente, es el supuesto de que los genes son potencialmente inmortales, mientras que los cuerpos y las demás unidades superiores son temporales. Este supuesto descansa en dos hechos: el hecho de la reproducción sexual y del entrecruzamiento, y el hecho de la mortalidad individual.

Ambos hechos son, indudablemente, ciertos. Pero ello no evita que nos interroguemos por qué son ciertos. ¿Por qué nosotros, al igual que la mayoría de las demás máquinas de supervivencia, practicamos la reproducción sexual?, ¿por qué nuestros cromosomas se entrecruzan? y ¿por qué no vivimos eternamente?

La cuestión de por qué morimos de vejez es compleja y los detalles están más allá del alcance del presente libro. Además de las razones particulares, se han propuesto algunas de carácter más general. Por ejemplo, una teoría plantea que la senilidad representa una acumulación de perniciosos errores de copia y otras clases de daño que sufren los genes durante la vida de un individuo. Otra teoría, expuesta por sir Peter Medawar, constituye un buen ejemplo de pensamiento evolutivo en términos de selección de genes.[11] Medawar empieza por descartar las hipótesis tradicionales tales como: «Los individuos viejos mueren en un acto de altruismo hacia el resto de la especie, porque si

---

[11] He sido censurado también (por supuesto, no por el propio Williams ni con su conocimiento) por atribuir esta teoría del envejecimiento a P.B. Medawar, en vez de a G.C. Williams. Es cierto que muchos biólogos, especialmente en Norteamérica, conocieron la teoría principalmente por el artículo de Williams, de 1957, titulado «Pleiotropía, selección natural y evolución de la senescencia». También es cierto que Williams elaboró ulteriormente una teoría más allá de la formuló de Medawar. No obstante, en mi opinión Medawar formuló el núcleo esencial de la idea en 1952, en su obra *An unsolved problem in biology, y* en 1957 en *The uniqueness of the individual.* Tengo que añadir que considero muy útil el desarrollo que hace Williams de la teoría, pues pone de relieve un paso necesario en la argumentación (la importancia de la «pleiotropía» o efectos genéticos múltiples) que Medawar no subraya de modo explícito. Más recientemente, W.D. Hamilton ha llevado aún más lejos esta teoría en su artículo «The moulding of senescence by natural selection». Incidentalmente. he recibido muchas cartas interesantes de médicos, pero creo que ninguna comentó mis especulaciones sobre cómo «engañar» a los genes en la edad del cuerpo en que se encuentran. La idea no me resulta, obviamente, absurda, y si fuese correcta, ¿no sería importante desde el punto de vista médico?

permanecieran con vida y demasiado decrépitos para reproducirse, ocuparían el mundo sin cumplir un buen fin». Según señala Medawar, es un argumento viciado ya que asume lo que intenta probar, al decir que los animales viejos son demasiado decrépitos para reproducirse; y es también una explicación ingenua de la selección de grupos o de la selección de las especies, si bien esta parte podría ser expresada de otra forma más aceptable. La teoría de Medawar es poseedora de una hermosa lógica; vamos a exponerla detalladamente en los párrafos que siguen.

Ya nos hemos interrogado respecto a cuáles son los mejores atributos generales de un «buen» gen y hemos decidido que el «egoísmo» era uno de ellos. Pero otra cualidad general que los genes prósperos deben poseer es una tendencia a posponer la muerte de sus máquinas de supervivencia por lo menos hasta después de la reproducción. Sin duda alguno de tus primos o tíos o tíos abuelos murieron en la niñez, pero ninguno de tus antepasados lo hizo. ¡Los antepasados no mueren jóvenes!

Un gen que hace que su poseedor muera es denominado gen letal. Un gen semiletal produce un efecto debilitante, de tal manera que facilita la muerte por otras causas. Todo gen ejerce su efecto máximo sobre los cuerpos en una etapa determinada de la vida, y los genes letales y semiletales no son una excepción. La mayoría de los genes ejercen su influencia durante la vida fetal, otros durante la niñez, otros durante la juventud, otros durante la edad adulta y hay aun otros que la ejercen en la vejez. (Conviene reflexionar que el capullo y la mariposa en que se torna poseen exactamente el mismo juego de genes.) Obviamente los genes letales tenderán a ser descartados del acervo génico. Pero es igualmente obvio que un gen letal que actúa en una etapa tardía será más estable en un acervo génico que uno que ejerce su influencia en una etapa temprana. Un gen que es letal en un cuerpo de edad avanzada aún puede tener éxito en un acervo génico, siempre que su efecto letal no se manifieste hasta después que el cuerpo haya tenido tiempo de reproducirse. Por ejemplo, un gen que hace que cuerpos viejos desarrollen un cáncer podrá ser transmitido a numerosos descendientes, ya que los individuos se reproducirán antes de contraer la enfermedad. Por otra parte, un gen que hace que cuerpos de adultos jóvenes desarrollen un cáncer no será transmitido a muchos descendientes, y un gen que hace que niños desarrollen un cáncer fatal no será transmitido a ningún descendiente. De acuerdo con esta teoría, entonces, la decadencia senil es simplemente un subproducto de la acumulación, en el acervo génico, de genes letales que actúan a una edad tardía y semiletales, a los que se les ha permitido que se deslicen a través de la red de la selección natural simplemente porque actúan a una edad tardía.

El aspecto que el mismo Medawar destaca es que la selección favorecerá a los genes que tienen el efecto de retardar la operación de los otros; es decir, de los genes letales, y también favorecerá a los genes que tienen el efecto de apresurar el efecto de los genes buenos. Puede ser que la evolución consista, en gran medida, en cambios genéticamente controlados al principio de la actividad de los genes.

Es importante señalar que esta teoría no necesita hipótesis previas acerca de que la reproducción deba tener lugar sólo en ciertas edades. Tomando como hipótesis de partida el que todos los individuos tengan las mismas posibilidades de tener un hijo en cualquier edad, la teoría de Medawar predeciría la acumulación, en el acervo génico, de genes

deletéreos que actuarían a una edad avanzada del individuo, y la tendencia a una menor reproducción en la vejez se derivaría como una consecuencia secundaria.

A manera de digresión, uno de los rasgos positivos de esta teoría es que nos conduce a ciertas especulaciones bastante interesantes. Por ejemplo, se deduce de ella que si nosotros deseásemos aumentar el lapso de vida de un individuo, existen dos maneras generales en que podríamos lograrlo. Primero, podríamos prohibir la reproducción antes de cierta edad, digamos los cuarenta años. Después de transcurridos algunos siglos el límite de edad mínima requerida se elevaría a cincuenta años, para luego continuar aplicando este método. Se puede concebir, así, que la longevidad humana podría ser estimulada a alcanzar varios siglos. No puedo imaginar que nadie, seriamente, desease instituir tal política.

Como segundo método, podríamos tratar de «engañar» a los genes haciéndoles creer que el cuerpo en que están instalados es más joven de lo que realmente es. En la práctica ello significaría identificar los cambios en el medio ambiente químico interno del cuerpo que tienen lugar durante el envejecimiento. Cualquiera de dichos cambios puede ser la «señal» que «active» la acción tardía de los genes letales. Al estimular las propiedades químicas superficiales de un cuerpo joven podría ser posible prevenir la activación de los genes deletéreos que ejercen su efecto a una edad más avanzada. El punto interesante es que las señales químicas de la vejez no necesitan ser, en sentido normal, nocivas en sí mismas. Demos un ejemplo. Supongamos que incidentalmente ocurra el hecho de que una determinada sustancia *S* se encuentre en forma más concentrada en los cuerpos de individuos viejos que en el de los jóvenes. Dicha sustancia *S* podría ser en sí misma bastante inofensiva, quizás una sustancia contenida en los alimentos que se acumularía en el cuerpo a través del tiempo. Pero, automáticamente, cualquier gen que ejerza un efecto nocivo en presencia de 5, pero que en otras circunstancias ejerce un buen efecto, sería positivamente seleccionado en el acervo génico y *sería,* en realidad, un gen «para» morir por edad avanzada. El remedio sería, simplemente, eliminar del cuerpo la sustancia *S.*

Lo que de revolucionario tiene esta idea es que *S* es sólo una «etiqueta» que señala la vejez. Cualquier médico que apreciara que una alta concentración de *S* tendería a provocar la muerte pensaría, probablemente, en *S* como en un tipo de veneno y se devanaría los sesos para encontrar una relación causal entre *S* y el funcionamiento defectuoso del cuerpo. En este caso de nuestro hipotético ejemplo, estaría perdiendo su tiempo.

Podría existir también una sustancia F, una «etiqueta» para la juventud en el sentido de que dicha sustancia se encontraría en forma más concentrada en los cuerpos jóvenes que en los viejos. Una vez más, los genes podrían ser seleccionados de acuerdo con los que ejercerían buen efecto en presencia de *Y* pero que serían nocivos en su ausencia. Sin tener medio alguno de saber lo que es *S o Y* —podría haber muchas de estas sustancias—, podemos hacer la predicción general de que, cuanto más se pueda simular o imitar las propiedades de un cuerpo joven en uno viejo, no importa cuan superficiales estas propiedades puedan parecer, más debería vivir aquel cuerpo viejo.

Debo subrayar que éstas son sólo especulaciones basadas en la teoría de Medawar. Aun cuando, en cierto sentido, la teoría de Medawar debe encerrar cierta verdad, no significa, necesariamente, que sea la explicación valedera para un ejemplo práctico determinado de decadencia senil. Lo que interesa para los propósitos actuales es que el punto de vista de la evolución basado en la selección de genes no tiene dificultad en explicar la tendencia de los individuos a morir cuando llegan a viejos. La hipótesis de la mortalidad individual que yace en el meollo de nuestro argumento en el presente libro, se justifica dentro del margen de la teoría.

La otra hipótesis que he comentado, aquella relativa a la existencia de la reproducción sexual y el cruzamiento, ya es más difícil de justificar. El cruzamiento no siempre tiene que suceder. El macho de la mosca de la fruta no lo efectúa. Existe un gen que tiene el efecto de suprimir el cruzamiento, asimismo, entre las hembras. Si criásemos una población de moscas en la que este gen fuese universal, el *cromosoma* en un «pozo de cromosomas» sería la unidad indivisible básica de la selección natural. En realidad, si siguiésemos nuestra definición hasta su conclusión lógica, un cromosoma íntegro tendría que ser considerado como un «gen».

Por otra parte, tenemos igualmente que existen alternativas al sexo. Las hembras del pulgón verde pueden concebir, sin intervención paterna, a descendientes femeninos, cada uno de los cuales contiene todos los genes de su madre. (De paso mencionaremos que un embrión en la «matriz» de su madre puede tener un embrión aún más pequeño dentro de su propia matriz. De tal manera que un pulgón verde hembra puede parir a una hija y a una nieta de manera simultánea, ambas siendo equivalentes a sus propios gemelos idénticos.) Muchas plantas se propagan de forma vegetativa mediante los retoños. En este caso preferiríamos hablar de *crecimiento* en lugar de reproducción; y luego, si se piensa sobre ello, no existe, de todas maneras, mucha diferencia entre el crecimiento y la reproducción no sexual, ya que ambas ocurren por simple división celular meiótica. En ocasiones, las plantas producidas por reproducción vegetativa se separan de sus «padres». En otros casos, por ejemplo en los olmos, los retoños unidos permanecen intactos. En realidad, un olmo completo podría ser considerado como un único individuo.

Así, el problema es el siguiente: si los pulgones verdes y los olmos no lo hacen, ¿por qué el resto de nosotros nos esforzamos tanto para mezclar nuestros genes con los de otra persona antes de hacer un bebé? Parece ser una extraña forma de proceder. ¿Por qué, en primer lugar, tuvo que surgir el sexo, esta extravagante perversión de una reproducción directa? ¿Qué es lo positivo en el sexo?[12]

Ésta es una pregunta extremadamente difícil para ser respondida por un evolucionista. La mayoría de los intentos serios para encontrar una respuesta involucran sofisticados razonamientos matemáticos. Yo, sinceramente, voy a evadir el problema

---

[12] El problema del objeto del sexo continúa tan torturante como siempre, a pesar de algunos libros estimulantes, sobre todo los de M.T.Ghiselin, G. C.Williams, J. Maynard Smith y G.Bell, y una obra editada por R. Michod y B. Levin. En mi opinión, la idea nueva más excitante es la teoría parasitaria de W.D. Hamilton, que ha sido explicada en lenguaje no técnico por Jeremy Cherfas y John Gribbin en *The redundant male.*

excepto para aclarar algo. Al menos parte de la dificultad que los teóricos encuentran al explicar la evolución del sexo se deriva del hecho de que ellos, habitualmente, piensan en el individuo como si éste intentara acrecentar al máximo el número de genes que sobrevivirán. En estos términos el sexo aparece paradójico, pues es una forma «ineficiente» para que un individuo propague sus genes: cada hijo tiene sólo el 50% de los genes de dicho individuo, el otro 50% es proporcionado por su pareja sexual. Si, como es el caso del pulgón verde, diera origen a hijos que fuesen réplicas exactas de sí mismo, transmitiría el 100% de sus genes a la próxima generación en el cuerpo de cada criatura. Esta aparente paradoja ha llevado a algunos teóricos a adoptar la teoría de la selección de grupos, ya que es relativamente fácil pensar en las ventajas para el sexo en el nivel de grupos. Como W. F. Bodmer lo ha expresado brevemente, el sexo «facilita la acumulación en un solo individuo de mutaciones ventajosas que surgen por separado en distintos individuos».

Pero esta paradoja parece ser menos paradójica si seguimos la hipótesis planteada en el presente libro y tratamos al individuo como una máquina de supervivencia construida por una confederación, de corta duración, de genes de larga vida. La «eficiencia», considerada desde el punto de vista del individuo, se aprecia como irrelevante. La sexualidad en oposición a la no sexualidad será considerada como un atributo bajo el control de un gen único, de igual forma que en el caso de los ojos azules contra los ojos de color castaño. Un gen «para» la sexualidad manipula a todos los demás genes con vistas a sus propios fines egoístas. De igual manera lo hace un gen que propicie el entrecruzamiento. Incluso existen genes —denominados mutantes— que manipulan los índices de errores de copia de los otros genes. Por definición, un error de copia es una desventaja para el gen que ha sido mal copiado. Pero influye ventajosamente en el gen mutante egoísta que induce al error, pues incrementa su presencia en el acervo génico.

De manera similar, si el entrecruzamiento beneficia a un gen que provoca este proceso, ello ya es una explicación suficiente para la existencia del entrecruzamiento. Y si la reproducción sexual, en oposición a la reproducción no sexual, beneficia a un gen para la reproducción sexual, es una explicación suficiente para la existencia de la reproducción sexual. Si beneficia o no a todos los demás genes de un individuo es comparativamente irrelevante. Considerado desde el punto de vista del gen egoísta, el sexo no es tan extravagante, después de todo.

Este argumento se acerca peligrosamente a un círculo vicioso, ya que la existencia de la sexualidad es una condición previa para toda la cadena de razonamientos que conduce a considerar al gen como a la unidad de selección. Pienso que hay medios de escapar a este círculo vicioso, pero este libro no es el lugar adecuado para tratar el problema. El sexo existe. Esto es cierto. Y una consecuencia del sexo y del cruzamiento es que la pequeña unidad genética o gen pueda ser considerada como el elemento más aproximado que tenemos a un agente de la evolución, fundamental e independiente.

El sexo no es la única aparente paradoja que se torna menos enigmática desde el momento en que aprendemos a pensar en términos de genes egoístas. Por ejemplo, parece ser que la cantidad de ADN en los organismos es mayor que la estrictamente necesaria

para construirlos: una considerable fracción de ADN no se traduce nunca en proteína. Desde el punto de vista del organismo individual, ello parece paradójico. Si el «propósito» del ADN es supervisar la construcción de los cuerpos, es sorprendente encontrar una gran cantidad de ADN que no hace tal cosa. Los biólogos se están devanando los sesos para pensar qué tarea útil está realizando este aparente excedente de ADN. Pero desde el punto de vista de los genes mismos, no existe tal paradoja. El verdadero «propósito» del ADN es sobrevivir, ni más ni menos. La manera más simple de explicar el excedente de ADN es suponer que es un parásito o, en el mejor de los casos, un pasajero inofensivo pero inútil, que se hace llevar en las máquinas de supervivencia creadas por el otro ADN.[13]

---

[13] Mi sugerencia de que el excedente, el ADN no traducido, puede ser un parásito interesado en sí mismo ha sido asumida y desarrollada por los biólogos moleculares (véase los artículos de Orgel y Crick, y de Doolittle y Sapienza) con el eslogan «A.D.N. egoísta». S.J.Gould, en *Hen's teeth y horse toes* ha formulado la (¡en mi opinión!) provocadora tesis de que, a pesar de los orígenes históricos de la idea de A.D.N. egoísta, «las teorías de genes egoístas y A.D.N. egoísta no podrían ser más diferentes en las estructuras explicativas que las nutren». Considero erróneo, pero interesante, este razonamiento; incidentalmente, su autor ha tenido la amabilidad de decirme qué le parece el mío. Tras un preámbulo sobre «reduccionismo» y «jerarquía» (que, como es habitual, no considero ni erróneo ni interesante), afirma:

La frecuencia de los genes egoístas de Dawkins aumenta porque tienen efecto sobre los cuerpos, ayudándoles en su lucha por la vida. El A.D.N. egoísta aumenta de frecuencia precisamente por la razón opuesta —porque no tiene efecto alguno sobre los cuerpos...

Veo la distinción que hace Gould, pero no la considero fundamental. Por el contrario, aun considero el ADN como un caso especial de toda la teoría del gen egoísta, que es precisamente como surgió originalmente la teoría del ADN egoísta (esta idea de que el ADN es un caso especial, se expone con mayor claridad en la página 238 de este libro que en el pasaje de la página 57 citado por Doolittle y Sapienza, y por Orgel y Crick. Por lo demás, Doolittle y Sapienza utilizan la expresión «genes egoístas» en vez de ADN egoísta en su título.) Permítaseme responder a Gould con la siguiente analogía. Los genes que dan a las avispas sus franjas amarillas y negras aumentan de frecuencia porque esta pauta de color («de aviso») estimula poderosamente el cerebro de otros animales. Los genes que dan a los tigres sus franjas amarillas y negras aumentan de frecuencia «precisamente por la razón opuesta» —porque idealmente esta pauta (críptica) de color no estimula el cerebro de otros animales. Efectivamente, hay aquí una distinción, muy análoga a la de Gould (¡pero a distinto nivel jerárquico!), pero es una sutil distinción de detalle. Difícilmente desearíamos afirmar que ambos casos «no podrían ser más diferentes en las estructuras de explicación que los nutren». Orgel y Crick dan en el clavo cuando realizan la analogía entre el ADN egoísta y los huevos de cuco: después de todo, los huevos de cuco escapan de ser detectados adoptando una aspecto similar al de los huevos huésped.

Incidentalmente, la última edición del *Oxford English Dictionary* da una nueva acepción de «egoísta»: «De un gen o material genético: que tiende a ser perpetuado o difundirse aun sin efecto sobre el fenotipo». Es una definición admirablemente concisa del «ADN egoísta», y la segunda cita de apoyo atañe precisamente al ADN egoísta. Sin embargo, creo que la última expresión «aun sin efecto sobre el fenotipo», es desafortunada. Los genes egoístas *pueden* no tener efectos sobre el fenotipo, pero muchos de ellos lo

Algunas personas ponen objeciones a lo que consideran una apreciación excesivamente centrada en los genes de la evolución. Después de todo, argumentan, son individuos totales, con todos sus genes, los que realmente viven o mueren. Espero haber dicho lo suficiente en este capítulo para demostrar que no hay, realmente, un desacuerdo. Así como los botes con toda su tripulación ganan o pierden las carreras, en realidad los individuos son los que viven o mueren, y la *manifestación* inmediata de la selección natural se encuentra, casi siempre, al nivel de los individuos. Pero las consecuencias, a largo plazo, de la muerte de los individuos no sujeta al azar y del éxito de la reproducción, se manifiestan en forma del cambio de la frecuencia en que se encuentran los genes en el acervo génico. Haciendo ciertas salvedades, el acervo génico juega el mismo papel respecto a los modernos replicadores que el que hizo el caldo primario con respecto a los replicadores originales. El cruzamiento sexual y el entrecruzamiento cromosómico poseen el efecto de preservar la fluidez del equivalente moderno del caldo. Debido al sexo y al entrecruzamiento, el acervo génico se mantiene bien revuelto y los genes parcialmente barajados. La evolución es el proceso por el cual algunos genes se tornan más numerosos y otros disminuyen en número en el acervo génico. Es positivo adquirir el hábito de preguntarnos, siempre que intentemos explicar la evolución de determinadas características tales como el comportamiento altruista, «¿qué efecto tendrá esta característica en la frecuencia de genes en el acervo génico?» En ocasiones el hablar de genes se pone un poquito tedioso y, pensando en la brevedad y en la claridad, emplearemos metáforas. Pero mantendremos siempre una visión escéptica respecto a nuestras metáforas, para asegurarnos de que se pueden volver a traducir en lenguaje relativo a los genes si así es necesario.

En cuanto a los genes se refiere, el acervo génico es solamente el nuevo caldo donde pueden ganarse la vida. Todo lo que ha cambiado es que en la actualidad se ganan la vida cooperando con los sucesivos grupos de compañeros extraídos del acervo génico para construir una máquina mortal de supervivencia tras otra. En el próximo capítulo hablaremos de las máquinas de supervivencia mismas y del sentido en el cual se puede decir que los genes controlan su comportamiento.

---

tienen. Los lexicógrafos deberían puntualizar que pretendían limitar el significado al «ADN egoísta», que en realidad no tiene efectos fenotípicos. Pero su primera cita de apoyo, que se toma de *El gen egoísta,* incluye a los genes egoístas que tienen efectos fenotípicos. Con ello no pretendo, sin embargo, poner reparo alguno al honor de ser citado en el *Oxford English Dictionary.*

He desarrollado la cuestión del ADN egoísta en *The extended phenotvpe* (pp. 156-64).

IV. LA MÁQUINA DE GENES

Las máquinas de supervivencia empezaron como receptáculos pasivos de genes. Sólo podían otorgar algo más que una membrana para protegerlos de la guerra química desatada por sus rivales y contra la devastación provocada por un bombardeo molecular accidental. En aquellos tempranos días se «alimentaban» de moléculas orgánicas que se encontraban a libre disposición en el caldo. Esta vida fácil llegó a su término cuando el alimento orgánico que se encontraba en el caldo, que se había formado lentamente bajo la influencia energética de siglos de rayos solares, fue utilizado en su totalidad. Una rama mayor de dichas máquinas de supervivencia, hoy denominadas plantas, empezó a utilizar directamente la luz solar con el fin de construir complejas moléculas a partir de moléculas simples, realizando nuevamente, a una velocidad mucho mayor, el proceso sintético del caldo original. Otra rama, hoy conocida con el nombre de animales, «descubrió» cómo explotar los trabajos químicos realizados por las plantas, ya sea comiéndoselas o comiendo a otros animales. Ambas ramas principales de máquinas de supervivencia perfeccionaron, más y más, ingeniosos trucos destinados a aumentar su eficiencia en sus diversos tipos de vida, dando así origen a continuas formas de vida. De tal forma evolucionaron sub-ramas y sub-subramas, cada una de las cuales se distinguía por una manera particularmente especializada de ganarse la vida: en el mar, sobre la tierra, en el aire, bajo tierra, sobre los árboles, dentro de otros cuerpos vivientes. Esta división en sub-ramas ha dado origen a la inmensa diversidad de animales y plantas que hoy tanto nos impresiona.

Tanto los animales como las plantas evolucionaron hasta tener cuerpos formados por muchas células, copias completas de todos los genes que fueron distribuidos a cada célula. Ignoramos cuándo, por qué o cuántas veces sucedió este proceso de forma independiente. Algunas personas utilizan la metáfora de una colonia, al describir el cuerpo como una colonia de células. Yo prefiero pensar en el cuerpo como una colonia de *genes* y en la célula como una unidad que opera convenientemente para las industrias químicas de los genes.

Los cuerpos pueden ser colonias de genes, pero en cuanto a su comportamiento se refiere han adquirido, indudablemente, una individualidad propia. Un animal se mueve como un conjunto coordenado, como una unidad. Subjetivamente, yo me siento como una unidad, no como una colonia. Ello era de esperar. La selección ha favorecido a los genes que cooperan unos con otros. En la feroz competencia por los recursos escasos, en la lucha implacable para devorar a otras máquinas de supervivencia y para evitar ser comidos, sin duda existiría un interés para la coordinación central más bien que una anarquía dentro del cuerpo comunal. Actualmente, la intrincada coevolución mutua de los genes ha seguido su curso hasta tal extremo que la naturaleza comunal de una máquina superviviente individual es, virtualmente, irreconocible. En realidad, muchos biólogos no la reconocen y estarán en desacuerdo conmigo.

Por fortuna, en bien de lo que los periodistas llamarían la «credibilidad» del resto del presente libro, el desacuerdo es, en gran medida, académico. Así como no es conveniente hablar de *quanta* y de las partículas fundamentales cuando tratamos el funcionamiento de un automóvil, así también es, a menudo, tedioso e innecesario sacar a colación continuamente a los genes cuando discutimos el comportamiento de las máquinas de supervivencia. En la práctica, a menudo es conveniente, como una aproximación, considerar al cuerpo individual como un agente que «intenta» aumentar el número de todos sus genes en las generaciones futuras. Emplearé el lenguaje de la conveniencia. A menos que se especifique de otra forma, el «comportamiento altruista» y el «comportamiento egoísta» significarán el comportamiento orientado de un cuerpo animal hacia otro.

El presente capítulo trata sobre el *comportamiento* —el ardid del movimiento rápido que ha sido en gran medida explotado por la rama animal de las máquinas de supervivencia. Los animales se han convertido en activos vehículos buscadores de genes; máquinas de genes. El comportamiento característico, según emplean el término los biólogos, es determinado por su rapidez. Las plantas se mueven, pero muy lentamente. Cuando se aprecia su movimiento en películas pasadas a alta velocidad, las plantas trepadoras se parecen a animales activos. En su mayor parte el movimiento de las plantas es, realmente, su irreversible crecimiento. Los animales, por otra parte, han desarrollado formas de movimiento cientos de miles de veces más veloces. Más aún, los movimientos que realizan son reversibles y repetibles infinitas veces.

El medio que desarrollaron los animales para alcanzar rapidez de movimientos fue el músculo. Los músculos son máquinas, que, al igual que la máquina de vapor o la máquina de combustión interna, emplean la energía almacenada en combustibles químicos para generar movimiento mecánico. La diferencia radica en que la fuerza mecánica inmediata de un músculo está generada en forma de tensión, en lugar de presión de gas, como es el caso de las máquinas de vapor o de combustión interna. Los músculos son similares a las máquinas en que, a menudo, ejercen su fuerza sobre cuerdas y levantan pesos mediante palancas provistas de bisagras. En nosotros, los elementos que forman las palancas son conocidos con el nombre de huesos; las cuerdas, como tendones, y las bisagras, como articulaciones. Se conoce bastante sobre las formas exactas moleculares en que trabajan los músculos, pero encuentro más interesante el problema de cómo se *regula* la contracción muscular.

¿Han observado, alguna vez, una máquina artificial de cierta complejidad, como podría ser una máquina de coser, una máquina para hilar, una embotelladora automática o una embaladora de heno? La fuerza motriz proviene de alguna parte, digamos un motor eléctrico, o un tractor. Pero mucho más desconcertante es la intrincada regulación de las operaciones. Las válvulas se abren y cierran en su debido orden, dedos de acero anudan diestramente un fardo de heno, y luego, justo en el momento preciso, sale un cuchillo que corta la cuerda. En muchas máquinas artificiales la regulación se logra por medio de esa brillante invención que es la leva. La leva traduce el simple movimiento rotatorio en un complejo patrón rítmico de operaciones por medio de una rueda excéntrica o especialmente diseñada. El principio en que se basa la caja de música es similar. Otras

máquinas tales como el órgano a vapor y la pianola emplean rollos de papel o tarjetas perforadas de acuerdo a un diseño. Recientemente ha habido una tendencia a reemplazar tales simples reguladores mecánicos por los electrónicos. Las computadoras digitales son ejemplos de grandes y versátiles mecanismos electrónicos que pueden ser utilizados para generar complejos patrones regulados de movimientos. El componente básico de una máquina electrónica moderna, como una computadora, es el semiconductor, del cual una forma conocida es el transistor.

Las máquinas de supervivencia parecen haber pasado por alto, por completo, la leva y la tarjeta perforada. El aparato que utilizan para regular sus movimientos tiene más elementos en común con una computadora electrónica, aun cuando es totalmente diferente en sus operaciones fundamentales. La unidad básica de los computadores biológicos, la célula nerviosa o neurona, no se parece en nada a un transistor en su mecanismo interno. Ciertamente el código por el cual las neuronas se comunican unas con otras se parece un poco al código de pulsaciones de las computadoras digitales, pero la neurona de un individuo es una unidad procesadora de datos mucho más complicada que un transistor. En lugar de sólo tres conexiones con otros componentes, una sola neurona puede tener diez mil. La neurona es más lenta que un transistor, pero ha avanzado mucho más en la dirección de la miniaturización, tendencia que ha dominado a la industria electrónica durante las dos últimas décadas. Esto se demuestra por el hecho de que existen más de diez mil millones de neuronas en el cerebro humano: solamente se podrían almacenar unos cuantos cientos de transistores en una calavera.

Las plantas no necesitan la neurona, ya que pueden vivir sin necesidad de desplazarse, pero se encuentra en la gran mayoría de los grupos de animales. Puede haber sido «descubierta» en una edad temprana de la evolución animal y heredada por todos los grupos, o puede haber sido redescubierta varias veces y de manera independiente.

Las neuronas son, básicamente, células provistas de un núcleo y un cromosoma, al igual que las demás células. Sus membranas celulares siguen un trazado de proyecciones largas y finas, semejantes a un alambre. Una neurona posee, a menudo, un «alambre» largo denominado axón. A pesar de que el diámetro de un axón es microscópico, su longitud puede ser de varios palmos. Existen axones que recorren toda la longitud del cuello de una jirafa. Los axones se encuentran, frecuentemente, atados juntos formando gruesos cables de múltiples ramales llamados nervios. La misión de ellos es recorrer el cuerpo de una parte a otra y transmitir mensajes, de manera similar a los cables telefónicos principales.

Otras neuronas poseen axones cortos y se encuentran confinados en densas concentraciones de tejido nervioso denominadas ganglios o, cuando son muy grandes, cerebros. Los cerebros pueden ser considerados, según sus funciones, análogos a las computadoras.[14] Son análogos en el sentido de que ambos tipos de máquinas generan

[14] Afirmaciones como ésta preocupan a los críticos de mentalidad literal. Por supuesto, tienen razón al decir que el cerebro difiere en muchos aspectos de los ordenadores. Sus métodos internos de trabajo, por ejemplo, son muy diversos del tipo particular de ordenadores que ha elaborado nuestra tecnología. Pero esto en modo alguno

complejos patrones de información de salida de acuerdo a análisis de complejos patrones de entrada de información, y luego de remitirse a la información almacenada.

En realidad, la principal forma en que los cerebros contribuyen al éxito de las máquinas de supervivencia es el control y coordinación de la contracción muscular. Para lograr este objetivo necesitan cables que lleguen hasta los músculos, y éstos reciben el nombre de nervios motores. Esta medida conduce a una eficiente preservación de los genes sólo si el ritmo correcto de la contracción muscular guarda alguna relación con el

---

rebaja la verdad de mi afirmación sobre su analogía funcional. Funcionalmente, el cerebro desempeña, precisamente, el papel de un ordenador central: procesamiento de datos, reconocimiento de formas, almacenamiento de datos a corto y largo plazo, coordinación de operaciones, etc.

Por lo que respecta a los ordenadores, mis observaciones sobre ellos se han puesto de un modo gratificante —o terrorífico, según el punto de vista— al día. Yo escribí que «sólo puedes meter unos centenares de transistores en un cráneo». Hoy día se combinan transistores en circuitos integrados. El número de equivalentes de transistor que se podrían introducir hoy en un cráneo puede ser del orden de billones. También dije que jugando al ajedrez, el ordenador había alcanzado el nivel de un buen aficionado. En la actualidad, los ordenadores domésticos más baratos disponen de programas de ajedrez que superan a los más avezados jugadores, y los mejores programas de ajedrez existentes plantean un serio desafío a los grandes maestros. Esto es, por ejemplo, lo que decía sobre la cuestión el corresponsal ajedrecístico del *Spectator* Raymond Keene, el 7 de octubre de 1988:

Aún resulta sensacional que un jugador titulado sea derrotado por un ordenador, pero quizás no por mucho tiempo. El más peligroso monstruo metálico que ha desafiado hasta ahora al cerebro humano ha sido bautizado oportunamente «Pensamiento profundo», sin duda en homenaje a Douglas Adams. La última hazaña de «Pensamiento Profundo» (PP) ha sido aterrorizar a sus adversarios humanos en el Campeonato Open de EE.UU., celebrado el mes de agosto en Boston. No dispongo aún de las calificaciones generales de PP, que constituirán la prueba de fuego de su rendimiento en un sistema abierto de competición, como el suizo: pero he presenciado una impresionante victoria contra el poderoso canadiense Igor Ivanov, ¡un hombre que derrotó en una ocasión a Karpov! Obsérvelo detenidamente: este puede ser el futuro del ajedrez. Sigue una explicación del juego, movimiento a movimiento. Esta es la reacción de Keene al movimiento 22 de «Pensamiento Profundo»: Una jugada maravillosa [...] La idea es centralizar a la reina [...] y esta idea produce un éxito extraordinariamente rápido [...] El resultado sorprendente [...] El flanco de la reina negra ha quedado totalmente demolido por la penetración de la reina.

La respuesta de Ivanov a esto se describe como:

Un recurso desesperado, que el ordenador barre desdeñosamente (...) La máxima humillación. PP ignora recuperar la reina, avanzando en su lugar hacia un veloz jaque mate (...) Las negras abandonan. «Pensamiento Profundo» no sólo es uno de los mejores jugadores de ajedrez del mundo. Lo que me parece más sorprendente es el lenguaje de la consciencia humana que el comentarista se ve obligado a utilizar. «Pensamiento Profundo» «barre desdeñosamente» el «desesperado recurso de Ivanov». Se describe a «Pensamiento Profundo» como un ser «agresivo». Keene habla de que Ivanov «espera» un resultado, pero su lenguaje muestra que estaría igual de bien utilizar un término como el de «esperar» referido a «Pensamiento Profundo». Personalmente, anticipo que un programa de ordenador llegará a ganar al campeón del mundo. La humanidad necesita una lección de humildad.

compás de los acontecimientos en el mundo exterior. Es importante contraer los músculos maxilares cuando las mandíbulas contienen algo que vale la pena morder, y contraer los músculos de las piernas en una posición adecuada para emprender una carrera, sólo en el caso de que exista algo a lo que valga la pena acercarse corriendo o frente a la necesidad de alejarse rápidamente. Por esta razón, la selección natural favoreció a los animales que adquirieron órganos sensoriales, mecanismos con los cuales poder traducir los patrones de acontecimientos físicos del mundo exterior al código de pulsaciones de las neuronas. El cerebro se encuentra conectado a los órganos de los sentidos, ojos, oídos, papilas gustativas, etc., mediante cables denominados nervios sensoriales. La forma en que actúan los sistemas sensoriales son especialmente desconcertantes, ya que pueden lograr hazañas mucho más sofisticadas de patrones de reconocimiento que las máquinas de fabricación humana más costosas y mejores; si éste no fuese el caso, todos los dactilógrafos serían innecesarios ya que serían desalojados de sus funciones por máquinas capaces de reconocer el lenguaje o programadas para leer la escritura. Los dactilógrafos humanos serán necesarios, aún, durante muchas décadas.

Puede haber existido una época en que los órganos sensoriales se comunicaban de forma más o menos directa con los músculos; en realidad, las anémonas de mar no se encuentran muy alejadas de este estado hoy día, ya que para su forma de vida resulta eficiente. Con el fin de alcanzar relaciones más complejas e indirectas entre el acontecer de los sucesos del mundo exterior y la adecuación de las contracciones musculares, se necesitó un tipo de cerebro en calidad de intermediario. Un avance notable lo constituyó la «invención» evolutiva de la memoria. Pero este mecanismo, la graduación de las contracciones musculares, pudo verse afectado por influencias derivadas de sucesos de un pasado inmediato, así como por sucesos provenientes de un pasado distante. También la memoria, o almacenamiento de datos, constituye una parte esencial de una computadora digital. Las memorias de las computadoras son más seguras, más fiables que las de los seres humanos, pero su capacidad es menor y son enormemente menos perfeccionadas en cuanto a sus técnicas de recuperación de información.

Una de las propiedades más sorprendentes del comportamiento de la máquina de supervivencia es su aparente determinación. Con ello no sólo quiero decir que aparentemente está bien calculada para ayudar a los genes del animal a sobrevivir, aunque por supuesto así sea. Me estoy refiriendo a una analogía más estrecha con el comportamiento humano que persigue un determinado fin. Cuando observamos a un animal «buscando» comida, o a su compañero, o a uno de sus hijos perdidos, casi no podemos evitar imputarle algunos de los sentimientos subjetivos que nosotros experimentamos en nuestras búsquedas. Ello puede incluir «deseo» por algún objeto, un «cuadro mental» del objeto deseado, un «objetivo» o «fin en perspectiva». Cada uno de nosotros sabe, por la evidencia de su propia introspección, que, al menos en una moderna máquina de supervivencia, esta determinación ha evolucionado hasta convertirse en la propiedad que nosotros denominados «conciencia». No poseo conocimientos filosóficos suficientes para argumentar sobre el significado de ello pero, afortunadamente, no es relevante para nuestros propósitos actuales, ya que es fácil hablar sobre las máquinas que se comportan *como si* estuviesen motivadas por algún propósito determinado y dejar

planteada la pregunta sobre si estos motivos son realmente conscientes. Estas máquinas son, básicamente, muy simples y los principios de comportamiento útiles inconscientes se encuentran entre los lugares comunes de la ciencia de la ingeniería. El regulador automático a vapor de Watt constituye un ejemplo clásico.

El principio fundamental involucrado es denominado realimentación negativa, del cual existen diversas formas. En general, lo que sucede es lo siguiente. La «máquina útil», aquella máquina o cosa que se comporta como si tuviese un propósito consciente, está provista de algún tipo de mecanismo graduado que mide la discrepancia entre el actual estado de cosas y el estado «deseado». Dicho mecanismo está construido de tal manera que, cuanto más grande sea la discrepancia, más activamente trabaja la máquina. De esta manera la máquina, automáticamente, tenderá a reducir la discrepancia —es por ello que se denomina realimentación *negativa*— y puede, en realidad, quedar en actitud de reposo cuando se logra el estado «deseado». El regulador automático de Watt consiste en un par de bolas que giran mediante un motor a vapor. Cada bola se encuentra en el extremo de un brazo provisto de bisagras. Cuanto más rápido sea el movimiento circular de las bolas, la fuerza centrífuga forzará cada vez más a los brazos para que tomen una posición horizontal, tendencia que encuentra la resistencia de la fuerza de gravedad. Los brazos están conectados a la válvula de vapor que alimenta al motor, de tal manera que el vapor tiende a quedar cerrado cuando los brazos se aproximan a la posición horizontal. Por lo tanto, si el motor trabaja demasiado rápido, parte del suministro de vapor se verá interrumpido, con lo que el motor trabajará más despacio que antes. Si disminuye su rendimiento demasiado, automáticamente se le alimentará con más vapor, ya que la válvula se abrirá más, y ganará velocidad nuevamente. Este tipo de máquinas a menudo oscilan debido al exceso de uso o a los períodos de retraso, y es tarea del arte de los ingenieros construir mecanismos suplementarios para reducir dichas oscilaciones.

El estado «deseado» del regulador automático de Watt es una velocidad determinada de rotación. Obviamente no la desea de manera consciente. El «objetivo» de una máquina se define, simplemente, como aquel estado al cual tiende a regresar. Las máquinas modernas de este tipo emplean extensiones de estos principios básicos, tales como el de realimentación negativa, para alcanzar un comportamiento mucho más complejo y «más semejante a la vida». Los proyectiles dirigidos, por ejemplo, parecen buscar activamente su blanco y cuando lo tienen en línea de tiro parecen perseguirlo, tomando en cuenta sus giros y vueltas evasivos, y en ocasiones hasta «predicen» dichos movimientos o se «anticipan» a ellos. No vale la pena profundizar en los detalles de cómo se logra esto. Involucran realimentación negativa de varios tipos, «alimentación adelantada» y otros principios bien comprendidos por los ingenieros y que ahora se sabe se encuentran intensamente involucrados en el funcionamiento de los cuerpos vivos. Nada que se aproxime remotamente a la conciencia necesita ser postulado, aun cuando un lego en la materia, al observar su comportamiento, aparentemente deliberado y siguiendo un propósito determinado, encuentre difícil de creer que el proyectil no se halle bajo el control directo de un piloto humano.

Es un error común el pensar que por el hecho de que una máquina, tal como un proyectil dirigido, fue originalmente diseñada y construida por hombres conscientes,

deba hallarse verdaderamente bajo el control inmediato de hombres conscientes. Otra variante de esta falacia es la que afirma que «las computadoras no juegan realmente al ajedrez, porque sólo pueden realizar lo que un operador humano les indica». Es importante que comprendamos por qué esto es una falacia, ya que afecta a nuestra comprensión del sentido en el cual podemos afirmar que los genes «controlan» el comportamiento. El ajedrez jugado por una computadora constituye un ejemplo bastante bueno para aclarar este punto, de tal manera que lo trataré brevemente.

Las computadoras aún no juegan al ajedrez tan bien como los grandes maestros humanos, pero han alcanzado el nivel de un buen aficionado. Hablando con mayor propiedad, uno debería decir que los *programas* han alcanzado el nivel de un buen aficionado, ya que un programa para un partido de ajedrez no es tan exigente como para que la computadora física demuestre sus habilidades. Analicemos cuál es el papel desempeñado por el programador humano. En primer lugar él, definitivamente, no manipula a la computadora en todo momento, como lo haría un titiritero al mover las cuerdas. Ello constituiría, simplemente, un engaño. El programador se limita a escribir el programa y meterlo en la computadora, y luego ésta actúa sola: ya no hay más intervención humana, excepto la del contrincante al marcar sus movimientos. ¿Acaso el programador anticipa todas las posibles posiciones en el juego y facilita a la computadora una larga lista de buenos movimientos, uno para cada posible contingencia? Ciertamente no, ya que el número de posibles posiciones en un juego de ajedrez es tan grande que el mundo se acabaría antes de que la lista fuese completada. Por la misma razón, la computadora no puede ser programada para que ella intente «en su cabeza» todos los movimientos posibles, y todas las posibles jugadas que de ella se deriven, hasta encontrar una estrategia que le permita ganar el partido. Existen más jugadas posibles en un juego de ajedrez que átomos en una galaxia. Esto basta en cuanto a las triviales faltas de soluciones al problema de la programación de una computadora para jugar ajedrez. En realidad es un problema excesivamente difícil, y no es extraño que los mejores programas no hayan alcanzado el nivel de los grandes maestros.

El papel actual de un programador se parece más bien al de un padre que le enseña a su hijo a jugar al ajedrez. Informa a la computadora de los movimientos básicos del juego, no de manera independiente para cada posible posición de salida, sino en términos de reglas expresadas con más economía. No dice, literalmente, en un idioma sencillo «el alfil se mueve en diagonal» sino que dice algo matemáticamente equivalente, algo así, aunque expresado con más brevedad: «Las nuevas coordenadas del alfil se obtienen de las antiguas coordenadas, añadiendo la misma constante, aun cuando no necesariamente bajo el mismo signo, tanto a las antiguas coordenadas *x* como a las antiguas coordenadas *y*.» Luego podría programar algún «consejo» escrito en el mismo tipo de lenguaje matemático o lógico, pero acumulando términos humanos a sugerencias tales como «no permitas que tu rey quede desprotegido», o trucos útiles tales como atacar dos piezas a la vez con el caballo. Los detalles son fascinantes pero nos alejarían demasiado de nuestro tema principal. El punto importante es el siguiente: cuando la computadora está jugando, en realidad está sola y no puede esperar ayuda alguna de su maestro. Todo lo que el programador puede hacer es preparar a la computadora *previamente* de la mejor forma

posible, con un equilibrio apropiado entre las listas de conocimientos específicos y sugerencias sobre estrategias y técnicas.

También los genes controlan el comportamiento de sus máquinas de supervivencia, no de manera directa, con sus dedos en las cuerdas de los títeres, sino indirectamente al igual que el programador de la computadora. Todo lo que ellos pueden hacer es prepararla con antelación; luego la máquina de supervivencia se encuentra bajo su propia responsabilidad, y los genes sólo pueden permanecer pasivos en su interior. ¿Por qué son tan pasivos? ¿Por qué no toman las riendas ocasionalmente? La respuesta es que no pueden, debido a los problemas de intervalos de tiempo. Lo ilustraremos mediante otra analogía para aclarar más este punto, analogía sacada de un libro de ciencia ficción, *A for Andromeda* de Fred Hoyle y John Elliot. Es una historia excitante y, como toda buena ciencia ficción, tiene algunos puntos científicos interesantes en los que se apoya. Extrañamente, el libro parece carecer de una mención explícita al más importante de estos puntos que le sirven de sustento. Es algo que se deja a la imaginación del lector. Espero que a los autores no les importe si lo explico con ciertos detalles aquí.

Se trata de una civilización alejada de la nuestra por 200 años luz, en la constelación de Andromeda.[15] Los seres que la componen desean expandir su cultura a los mundos distantes. ¿Cuáles son los mejores métodos para lograrlo? Quedan fuera de toda posibilidad los viajes directos. La velocidad de la luz impone un límite teórico máximo al nivel en que se puede desplazar un ser de un punto a otro del universo, y las consideraciones mecánicas imponen, en la práctica, un límite mucho menor. Además, puede no haber muchos mundos a los cuales valga la pena ir, y ¿cómo saber qué orientación es la adecuada para penetrar en ellos? La radio es el mejor medio para comunicarse con el resto del universo, ya que, si se posee la suficiente potencia para transmitir las señales en todas direcciones en lugar de emitirlas en una dirección determinada, se puede alcanzar un mayor número de mundos (el número de ellos aumenta en relación al cuadrado de la distancia en que viaja la señal). Las ondas de radio

---

[15] *A for Andromeda* no es congruente sobre si se habla de la enormemente distante galaxia de Andromeda o, como yo dije, de la estrella cercana a la Tierra de la constelación de Andromeda. En la página 23, el desagradabilísimo héroe científico (como la mayoría de los héroes de Fred Hoyle) dice: «ha tardado doscientos años luz en llegar hasta nosotros. El Ministro puede esperar un día, ¿no?» Presuntamente quiso decir doscientos años, pues el año luz es una medida de distancia, no de tiempo. Doscientos años luz es también la distancia que aparece en la solapa de la edición rústica de mi libro. Esto sitúa al planeta madre de los extraterrestres en el seno de nuestra galaxia. Sin embargo, en la misma página, el héroe dice también: «Es una voz que habla a miles de millones de millas de distancia.» Esta distancia es mucho mayor, de alrededor de 10 millones de años luz, mayor incluso que la de la galaxia de Andromeda, que está alrededor de 2 millones de años luz. En la continuación del libro, *Androme breakthrough,* se sitúa congruentemente a los extraterrestres en la galaxia de Andromeda. Los lectores de las páginas 68 y 69 de mi libro pueden sustituir «200» por cualquier número comprendido entre 200 y 10.000.000, el que prefieran; un amplio margen de error.

Se aconseja a los lectores que concedan un margen de error similar a los escritos del profesor Hoyle sobre el darwinismo y su historia.

viajan a la velocidad de la luz, lo que significa que la señal tarda 200 años para alcanzar la Tierra desde Andromeda. El problema con este tipo de distancia es que nunca se logrará mantener una conversación. Aun si descartamos el hecho de que cada mensaje sucesivo que se transmitiese desde la Tierra sería efectuado por personas separadas unas de otras por doce generaciones, sería un derroche inútil el intentar conversar a través de tales distancias.

Pronto este problema se planteará en serio para nosotros: las ondas de radio tardan aproximadamente cuatro minutos para viajar entre la Tierra y Marte. No hay duda que los astronautas tendrán que abandonar el hábito de conversar en breves frases alternativas y tendrán que emplear largos soliloquios o monólogos, más similares a las cartas que a las conversaciones. Como otro ejemplo, Roger Payne ha señalado que la acústica del mar posee ciertas propiedades peculiares, lo que significa que el «canto» extremadamente fuerte de la yubarta o ballena jorobada podría, teóricamente, ser escuchado alrededor del mundo siempre que las ballenas nadaran a una determinada profundidad. Se desconoce si, en realidad, se comunican unas con otras a través de distancias muy grandes, pero si lo hicieran se encontrarían en un predicamento muy similar al de los astronautas en Marte. La velocidad del sonido en el agua es tal que se requerirían aproximadamente dos horas para que el canto viajase a través del océano Atlántico y se transmitiera una respuesta. Sugiero esto como explicación al hecho de que las ballenas emiten un continuo soliloquio, sin repetirse, durante ocho minutos. Luego retornan al principio de la canción y la repiten nuevamente, muchas veces, y cada ciclo completo dura aproximadamente ocho minutos.

Los habitantes de Andromeda, en la historia, hacían lo mismo. Ya que no había razón para esperar una respuesta, reunían todo lo que querían decir en un largo e ininterrumpido mensaje y luego lo transmitían al espacio, una y otra vez, con un ciclo de tiempo de varios meses. Su mensaje era muy diferente del de las ballenas, sin embargo. Consistía en instrucciones codificadas para la construcción y programación de una gigantesca computadora. Por supuesto, las instrucciones no eran en lenguaje humano, pero casi todo código puede ser descifrado por un hábil criptógrafo, especialmente si los inventores del código tuvieron la intención de que fuese fácilmente resuelto. Captado por el radiotelescopio de Jodrell Bank, el mensaje era finalmente descifrado, se construía la computadora y se ponía en funcionamiento el programa. Los resultados para la humanidad eran casi desastrosos, ya que las intenciones de los habitantes de Andromeda no eran universalmente altruistas, y la computadora se estaba convirtiendo en el dictador del mundo hasta que el héroe, al fin, la destruía con un hacha.

Desde nuestro punto de vista, la cuestión interesante es saber en qué sentido podría decirse que los habitantes de Andromeda estaban manipulando los acontecimientos en la Tierra. No tenían un control directo de lo que la computadora hacía en todo momento; en realidad, tampoco poseían medio alguno para saber si la computadora había sido construida o no, ya que la información habría tardado 200 años en llegarles. Tanto las decisiones como las acciones de la computadora eran exclusivamente suyas. Ni siquiera le era posible remitirse a sus amos para recibir instrucciones destinadas a un plan de acción general. Todas sus instrucciones tuvieron que ser ordenadas por adelantado debido

a la inviolable barrera de los 200 años. En principio, tuvo que ser programada de forma muy similar a una computadora para un juego de ajedrez, pero con una mayor flexibilidad y capacidad para absorber la información local. Esta exigencia se debía al hecho de que el programa tuvo que ser diseñado para que funcionara no sólo en la Tierra sino en cualquier mundo que poseyese una tecnología avanzada, cualquiera de un juego de mundos cuyas condiciones pormenorizadas no estaban al alcance del conocimiento de los habitantes de Andromeda.

De igual manera que los habitantes de Andromeda necesitaban tener una computadora en la Tierra para que tomase las diarias decisiones por ellos, así nuestros genes han tenido que construir un cerebro. Pero los genes se diferencian de los habitantes de Andromeda en que no se limitan a enviar las instrucciones codificadas sino que ellos mismos constituyen las instrucciones. Las razones por las cuales no pueden manipular nuestros hilos de títeres son las mismas: los retardos en el tiempo, los períodos de retraso entre la causa y el efecto. Los genes obran mediante el control de la síntesis proteica. Ello constituye un medio poderoso de manipular el mundo, pero es un proceso lento. Se tarda meses de paciente juego con las cuerdas proteicas para construir un embrión. La característica principal del comportamiento, por otra parte, es su rapidez. Trabaja a escalas de tiempo, no de meses sino de segundos y de fracciones de segundo. Algo sucede en el mundo, una lechuza cruza volando, un susurro en la hierba alta traiciona a una presa y en milisegundos el sistema nervioso crepita al ponerse en acción, los músculos saltan y la vida de alguien queda a salvo —o se pierde. Los genes carecen de tales reacciones rápidas. Al igual que los habitantes de Andromeda, sólo pueden esforzarse *por adelantado* mediante la construcción de una rápida computadora ejecutiva para su beneficio y programándola con antelación con reglas y «consejos» para que sea capaz de afrontar tantas eventualidades como ellos pueden «anticipar». Pero la vida, de manera similar al juego de ajedrez, ofrece demasiadas posibles eventualidades diferentes para permitir que todas ellas sean previstas. De igual forma que el programador de ajedrez, los genes deben «dar las instrucciones» a sus máquinas de supervivencia no de manera especificada sino en términos de estrategias generales y trucos válidos para el oficio de vivir.[16]

---

[16] Esta forma estratégica de hablar sobre un animal o planta, o sobre un gen, como si estuviese trabajando conscientemente para aumentar su éxito —por ejemplo describir a los «machos como jugadores de alto riesgo y a las hembras como seguras inversoras» se ha convertido en un lugar común entre los biólogos. Es un lenguaje cómodo, inocuo a menos que caiga en manos de quienes están poco preparados para comprenderlo. ¿O excesivamente preparados? No puedo, por ejemplo, encontrar otro modo de entender un artículo de critica de *El gen egoísta* aparecido en la revista *Philosophy,* de una tal Mary Midgley. que puede resumirse en su primera frase: «Los genes no pueden ser egoístas o altruistas, como tampoco los átomos pueden ser celosos, los elefantes abstractos o los pasteles teleológicos.» Mi artículo «En defensa de los genes egoístas», aparecido en un número posterior de la misma revista, constituye una respuesta detallada a este trabajo, incidentalmente intemperante y venenoso. Parece que algunas personas, educacionalmente superdotadas con los útiles de la filosofía, no pueden resistir hurgar con su jerga académica

Como bien lo ha señalado J. Z. Young, los genes deben efectuar una tarea análoga a una predicción. En el momento en que se construye un embrión de una máquina de supervivencia, tanto los peligros como los problemas de su vida son parte del futuro. ¿Quién puede predecir qué carnívoros acechan agazapados esperándolo detrás de cuáles arbustos, o qué presa de pies ligeros se cruzará, zigzagueando y rápida como un dardo, en su camino? Ningún profeta humano puede decirlo ni ningún gen anticiparlo. Pero pueden formularse ciertas predicciones generales. Los genes del oso polar pueden predecir, sin posibilidades de error, que el futuro que le aguarda a su máquina de supervivencia, que aún no ha nacido, va a desarrollarse en un clima frío. No lo piensan como una profecía, en realidad no piensan en absoluto: se limitan a construir un grueso abrigo de pelo, ya que eso es lo que siempre han hecho con los cuerpos anteriores y es por esa razón que todavía existen en el acervo génico. También predicen que el terreno en que vivirán estará cubierto por la nieve, y esta predicción determina que el abrigo de pelo sea blanco para permitirles el camuflaje. Si el clima del Ártico cambiase tan rápidamente que el oso cría se encontrase al nacer en un desierto tropical, las predicciones de los genes resultarían equivocadas y ellos pagarían su falta. El joven oso moriría, y ellos dentro de él.

La predicción en un mundo complejo es un negocio arriesgado. Cada decisión que toma la máquina de supervivencia es un acto aventurado, y es tarea de los genes programar a los cerebros por adelantado de tal manera que, consideradas en su promedio, las decisiones que tomen den un resultado positivo. La moneda empleada en el casino de la evolución es la supervivencia, y para expresarlo de una forma más estricta, la supervivencia de los genes, pero considerando diversos propósitos, la supervivencia individual puede calificarse como una aproximación razonable. Si un animal pequeño baja a una charca a beber, aumenta su riesgo de ser devorado por los predadores que viven de acechar a sus presas en los alrededores de los charcos. Si no va hasta donde se encuentra el agua morirá, finalmente, de sed. Existen riesgos en ambos casos y debe tomar la decisión que tienda a prolongar al máximo las posibilidades de supervivencia a largo plazo de sus genes. Quizá la mejor política sea posponer el acto de aplacar la sed hasta que se encuentre muy sediento, luego bajar y beber bastante como para que dicha necesidad tarde en presentarse de nuevo. De tal forma se reduce el número de visitas a la charca, pero, por otra parte, debe dejar transcurrir bastante tiempo con la cabeza baja cuando finalmente se decide a beber. Como otra alternativa, tal vez la mejor jugada podría ser beber poco y seguido, arrebatando rápidos sorbos de agua al cruzar corriendo la charca. Determinar cuál es la mejor estrategia de juego depende de todo tipo de factores complejos, de los cuales uno de los más importantes es el hábito de caza de los predadores, el cual ha evolucionado para ser, desde su punto de vista, de una máxima eficiencia. Debe haber alguna manera de calibrar las posibilidades. Pero, por supuesto, no

---

donde ésta es inútil. Me recuerda la observación de P.B. Medawar sobre el atractivo de la «filosofía-ficción» para «un gran grupo de personas, a menudo con gustos literarios y académicos desarrollados, que se han formado dejando a un lado la capacidad de practicar la reflexión analítica.»

debemos pensar que los animales efectúan los cálculos conscientemente. Todo lo que necesitamos creer es que aquellos individuos cuyos genes fabricaron cerebros de tal forma que tienden a juzgar correctamente tendrán, como resultado de ello, mayores probabilidades de sobrevivir y, por lo tanto, de propagar aquellos mismos genes.

Podemos llevar la metáfora del juego un poco más lejos. Un jugador debe pensar en tres factores principales: las apuestas, las probabilidades y el premio. Si el premio es muy grande, el jugador estará dispuesto a arriesgar una apuesta considerable. Un jugador que arriesga todo lo que tiene a una sola jugada tiene posibilidades de ganar una cifra muy alta. Es probable, también, que pierda una cantidad apreciable, pero por término medio, los jugadores que arriesgan altas apuestas no terminan mejor ni peor que otros jugadores que optan a pequeñas ganancias mediante apuestas bajas. Una comparación análoga se puede hacer entre aquellos que especulan en la bolsa y aquellos que se aseguran en sus inversiones. En cierto sentido la bolsa de valores constituye una analogía mejor que un casino, ya que los casinos son manipulados deliberadamente en favor de su banca (lo que significa, estrictamente hablando, que los jugadores de altas apuestas terminarán, como promedio, más pobres que aquellos jugadores cuyas apuestas son bajas; y estos últimos terminarán siendo más pobres que aquellos que no juegan en absoluto. Pero ello se debe a una razón al margen de nuestra hipótesis). Pasando por alto este punto, las posiciones de ambos jugadores parecen razonables. ¿Existen animales jugadores que hacen apuestas altas y otros que adoptan un juego más conservador? En el capítulo IX veremos que, a menudo, es posible representar a los machos como jugadores de altas apuestas que afrontan un elevado riesgo, y a las hembras como a inversoras seguras; especialmente se puede apreciar lo anteriormente expuesto en las especies polígamas, en las que los machos compiten por las hembras. Los naturalistas que lean el presente libro podrán pensar en especies que puedan ser descritas como jugadores de altas apuestas y altos riesgos, y otras especies que juegan un tipo de juego más conservador. Vuelvo, ahora, al tema más general de cómo los genes hacen «predicciones» sobre el futuro.

Uno de los medios que tienen los genes para resolver el problema relativo a las predicciones en medios ambientes impredecibles es construir una capacidad de aprendizaje. En este caso el programa puede tomar la forma de las siguientes instrucciones dadas a la máquina de supervivencia: «He aquí una lista de cosas definidas como recompensas: sabor dulce en la boca, orgasmo, temperatura suave, niño sonriente. Y he aquí una lista de cosas desagradables: diversos tipos de dolor, náuseas, estómago vacío, niño gritando. Si da la casualidad de que haces algo que va seguido por una de las cosas desagradables, no la repitas nuevamente pero, por otra parte, repite cualquier cosa que vaya seguida por una de las cosas agradables.» La ventaja de este tipo de programación es que reduce, considerablemente, el número de reglas detalladas que debían ser especificadas en el programa original; y es también apta para afrontar los cambios en el medio ambiente que no pudieron ser pronosticados detalladamente. Por otro lado, ciertas predicciones tienen que ser hechas todavía. Según nuestro ejemplo, los genes predicen que el dulce sabor en la boca y el orgasmo serán «buenos» en el sentido de que comer azúcar y copular es probable que beneficie a la supervivencia de los genes. Las posibilidades de la sacarina y la masturbación no serían anticipadas de acuerdo a este

ejemplo; tampoco lo serían los peligros provocados por comer azúcar en demasiada cantidad en nuestro medio ambiente donde existe en enorme abundancia.

Las estrategias de aprendizaje han sido utilizadas en algunos programas de computadoras para juegos de ajedrez. Estos programas, en efecto, mejoran al jugar con contrincantes humanos o contra otras computadoras. Aun cuando están equipados con un repertorio de reglas y tácticas tienen, también, una pequeña tendencia a actuar por azar incluida en su sistema de decisiones. Registran las decisiones pasadas y siempre que ganan un juego aumentan, levemente, el peso dado a la táctica que precedió a la victoria, de tal manera que a la próxima vez existirán algunas posibilidades más de escogerla nuevamente.

Uno de los métodos más interesantes para predecir el futuro es el empleo de la simulación. Si un general desea saber si un determinado plan será mejor que los otros planes de alternativa, se le presenta un problema de predicción. Existen factores desconocidos que son relativos al tiempo atmosférico, la moral de su tropa y las posibles medidas preventivas tomadas por el enemigo. Una forma de averiguar si se trata de un buen plan es probarlo y ver su resultado, pero no es aconsejable emplear este método de prueba para todos los planes experimentales que se puedan inventar, aun si sólo nos limitamos a considerar que la dotación de jóvenes dispuestos a morir «por su patria» es limitada y puede agotarse, y la cantidad de planes posibles es muy grande. Es mejor probar la eficacia de los diversos planes en maniobras simuladas que en verdaderas batallas mortíferas. Pueden asumirse como ejercicios de simulacro de combate en el cual «los del Norte» luchan contra «los del Sur» empleando tiros de fogueo, pero aun así es de alto costo, tanto en lo que se refiere al tiempo como a los materiales empleados. Pueden simularse maniobras de guerra menos costosas empleando soldados de plomo y pequeños tanques de juguete, que se sitúan y movilizan sobre un gran mapa.

Las computadoras, desde fechas recientes, se han hecho cargo, en gran medida, de las funciones de simulación, no sólo en lo que respecta a estrategia militar sino en todos los campos en los cuales es necesario una predicción del futuro, campos como el económico, ecológico, sociológico y muchos otros. La técnica opera más o menos de la siguiente manera: Se inserta en la computadora un modelo de un determinado aspecto del mundo. Ello no quiere decir que si se desatornilla la tapa se verá dentro una maqueta en miniatura que tenga la misma forma que el objeto simulado. En la computadora programada para un juego de ajedrez no existe un «cuadro mental» en la memoria de ésta, reconocible como un tablero de ajedrez con los caballos y los peones dispuestos sobre él. Tanto el tablero de ajedrez como la normal disposición de sus piezas serán representados por listas de números codificados electrónicamente. Para nosotros, un mapa es un modelo a escala de una parte del mundo, reducido a dos dimensiones. En una computadora, un mapa probablemente estaría representado como una lista de ciudades y otros puntos, determinados cada uno de ellos mediante dos cifras que indiquen su latitud y su longitud. No importa cómo, en realidad, la computadora represente al mundo en su interior, siempre que lo haga de tal manera que pueda operar con su modelo, manipularlo y efectuar experimentos con el fin de entregar la información a los operadores humanos en términos comprensibles para ellos. Mediante dicha técnica de simulación, las batallas

representadas pueden ser ganadas o perdidas, los aviones simulados pueden volar o estrellarse, las políticas económicas pueden llevar a la prosperidad o a la ruina. En cada caso, todo el proceso se desarrolla dentro de la computadora en una ínfima fracción del tiempo que se emplearía en la vida real. Por supuesto, existen buenos y malos modelos del mundo, y aun los mejores son sólo aproximaciones de la realidad. Ninguna cantidad de estos ejercicios de simulación puede predecir exactamente lo que sucederá en realidad, pero una buena simulación es enormemente preferible a un ensayo efectuado a ciegas. La simulación podría ser calificada como procedimiento experimental indirecto, término desgraciadamente utilizado con anterioridad por los psicólogos que emplean ratas de laboratorio.

Si la simulación es una idea tan buena, podríamos suponer que las máquinas de supervivencia la descubrieron primero. Después de todo, inventaron muchas de las otras técnicas de la ingeniería humana mucho antes de que nosotros entrásemos en escena: los lentes de enfoque y los reflectores parabólicos, el análisis de frecuencia de las ondas sonoras, el servocontrol, la sonda de ultrasonidos, el separador en el almacenamiento de la entrada de información y otras incontables técnicas de nombres difíciles cuyos detalles no interesan.

¿Qué podemos decir sobre la simulación? Bien, cuando tienes que tomar una decisión difícil que involucra ciertos elementos desconocidos en el futuro, empleas un tipo de simulación. *Imaginas* qué sucedería si eligieses cualquiera de las alternativas que se te presentan. Imaginas un modelo que no abarque la totalidad del mundo sino un restringido juego de entidades que piensas pueden ser relevantes. Puedes apreciarlas de manera vivida en tu mente o puedes imaginar y manipular abstracciones estilizadas de ellas. En cada caso es improbable que en algún lugar de tu cerebro se encuentre un modelo espacial de los sucesos que estás imaginando. De igual forma que en la computadora, los detalles de cómo tu cerebro representa su modelo del mundo es menos importante que el hecho de que es capaz de utilizar y predecir acontecimientos posibles. Las máquinas de supervivencia que pueden simular el futuro se encuentran un salto adelante de las máquinas de supervivencia que sólo pueden aprender sobre la base del ensayo. El problema con el método de tanteo empleado en demasía radica en que absorbe tiempo y energía. El problema de los ensayos que dan un resultado negativo es que, a menudo, pueden resultar fatales. La simulación es más rápida a la vez que más segura.

La evolución de la capacidad de simular parece haber tenido su culminación en el conocimiento subjetivo. Por qué tuvo que suceder esto es, para mí, el misterio más profundo con que se enfrenta la biología moderna. No hay razones para suponer que las computadoras electrónicas sean conscientes cuando simulan, aun cuando debemos admitir que en el futuro ello puede suceder. Quizá la conciencia surja cuando la simulación cerebral del mundo llega a ser tan compleja que debe incluir un modelo de sí misma.[17] Obviamente las extremidades y el cuerpo de una máquina de supervivencia

---

[17] Analizo la idea de cerebros que simulan mundos en mi Conferencia Gifford de 1988, «Mundos en microcosmos». No tengo claro aún que pueda, en realidad, ayudarnos a afrontar el propio y profundo problema de la consciencia, pero confieso que me complace

que llamase la atención de Sir Karl Popper en su Conferencia Darwin. El filósofo Daniel Dennett ha presentado una teoría de la consciencia que lleva más allá la metáfora de la simulación por el ordenador. Para comprenderla, hemos de captar dos ideas técnicas del mundo de los ordenadores: la idea de máquina virtual y la distinción entre procesadores en serie y en paralelo. Primero tengo que quitarme de en medio la explicación de estos términos. Un ordenador es, en realidad una máquina real, una caja dotada de dispositivos electrónicos. Pero en cualquier momento dado está ejecutando un programa que le hace parecer otra máquina, una máquina virtual. Esto ha sido siempre así con todos los ordenadores, pero los modernos ordenadores «de uso fácil» reflejan esta idea de forma especialmente clara. En el momento de escribir esto, se acepta en general que el líder del mercado en cuanto a facilidad de uso es el Macintosh de Apple. Su éxito se debe a una serie de programas enlazados que hacen parecer a la verdadera máquina —cuyos mecanismos son. con los de cualquier ordenador, prohibitivamente complejos y no muy compatibles con la intuición humana— un tipo de máquina diferente: una máquina virtual, diseñada específicamente para sintonizar con el cerebro y con la mano del hombre. La máquina virtual conocida como Macintosh User Interface es, ostensiblemente, una máquina virtual. Tienes botones para apretar, y controles deslizantes como los de un equipo de alta fidelidad. Pero es una máquina virtual. Los botones y controles no están hechos de metal o plástico. Son imágenes de pantalla, que pueden señalarse o desplazarse moviendo un dedo virtual por la pantalla. Se siente el dominio humano de la máquina, porque el ser humano está acostumbrado a mover las cosas con el dedo. He sido programador y usuario habitual de una variedad de ordenadores digitales durante 25 años, y puedo decir que el uso del Macintosh (o sus imitadores) es una experiencia cualitativamente distinta a la de utilizar cualquier otro tipo de ordenador anterior. Es una sensación de sencillez y naturalidad, casi como si la máquina virtual fuese una extensión del propio cuerpo. En considerable medida, la máquina virtual permite utilizar la intuición en vez de consultar el manual.

Vuelvo ahora a la otra idea de fondo que necesitamos importar de la ciencia de los ordenadores, la idea de procesadores en serie y en paralelo. Los ordenadores digitales actuales son, en su mayoría, procesadores en serie. Tienen un núcleo calculador central, único cuello de botella electrónico por el que han de pasar todos los datos cuando son manipulados. Son tan rápidos que pueden crear la ilusión de estar haciendo muchas cosas a la vez. Un ordenador en serie es como un maestro de ajedrez que juega «simultáneamente» con veinte adversarios; pero juega, en realidad, de forma rotatoria. Al contrario que el maestro de ajedrez, el ordenador rota tan rápida y fácilmente en torno a sus tareas que cada usuario humano experimenta la ilusión de disfrutar de la atención exclusiva del ordenador. Sin embargo, el ordenador atiende a sus usuarios en serie. Recientemente, y como parte de una búsqueda de una velocidad de trabajo aún más vertiginosa, los investigadores han construido máquinas de procesamiento verdaderamente paralelo. Una de ellas es el Superordenador Edinburgh, que tuve el privilegio de conocer recientemente. Se compone de una serie paralela de varios centenares de «transputadores», cada uno de ellos con potencia equivalente a un ordenador actual de sobremesa. El superordenador trabaja tomando el problema que se le plantea, subdiviiéndolo en tareas más pequeñas que puedan ser abordadas de forma independiente, y remitiendo las tareas a baterías de transputadores. Los transputadores reciben el subproblema, lo resuelven, emiten la respuesta y abordan una nueva tarea. Mientras, otras series de transputadores comunican sus soluciones, con lo que el superordenador central

llega a órdenes de respuesta final de magnitud más rápida de la que es capaz un ordenador normal con procesamiento en serie.

Antes dije que un ordenador en serie puede crear la ilusión de ser un procesador en paralelo, cambiando su «atención» de forma suficientemente rápida en torno a muchas tareas. Podríamos decir que hay un procesador paralelo virtual sentado encima de equipos de procesamiento en serie. La idea de Dennett es que el cerebro humano ha hecho exactamente lo contrario. El soporte físico del cerebro es fundamentalmente paralelo, como el de la máquina Edinburgh. Y procesa un soporte lógico diseñado para crear una ilusión de procesamiento en serie: una máquina virtual de procesamiento en serie montada en una arquitectura en paralelo. Dennett cree que el rasgo más notable de la experiencia subjetiva del pensamiento es la corriente de consciencia en serie «una cosa-después-de-otra» o corriente «joyceana». Opina que la mayoría de los animales carecen de esta experiencia en serie, y utilizan directamente el cerebro de forma natural, con procesamiento en paralelo. Sin duda también el cerebro humano utiliza directamente su arquitectura en paralelo para muchas de las tareas rutinarias de mantener una compleja máquina de supervivencia en funcionamiento. Pero, además, el cerebro humano desarrolló una máquina virtual de soporte lógico para simular la ilusión de un procesador en serie. La mente, con su fluida corriente de consciencia, es una máquina virtual, una forma de experimentar el cerebro «fácil para el usuario», como el «Macintosh User Interface» es una forma «fácil para el usuario» de experimentar el ordenador físico situado dentro de su caja gris.

No es evidente por qué los seres humanos necesitan una máquina virtual, cuando las demás especies parecen bastante felices con sus sobrias máquinas en paralelo. Quizás haya algo fundamental «en serie» en las tareas más difíciles que el ser humano está llamado a realizar, o quizás Dennett se equivoca al singularizarnos. Éste opina que la creación del soporte lógico en serie ha sido, sustancialmente, un fenómeno cultural, y de nuevo no me parece obvio por qué tiene que ser esto probable. Pero tengo que añadir que, en el momento de escribir esto, no se ha publicado aún el trabajo de Dennett y mi presentación se basa en recuerdos de su Conferencia Jacobsen de 1988, leída en Londres. Aconsejo al lector consultar la propia formulación de Dennett en cuanto aparezca, en vez de confiar en la mía, sin duda imperfecta e impresionista y quizás, también, embellecida. El psicólogo Nicholas Humphrey ha formulado también una atractiva hipótesis sobre cómo la evolución de una capacidad de simular puede haber originado a la consciencia. En su libro The inner eye, Humphrey defiende convincentemente que los animales altamente sociales, como nosotros y como los chimpancés, tenemos que llegar a ser expertos psicólogos. El cerebro ha de manipular y simular muchos aspectos del mundo. Pero la mayoría de los aspectos del mundo son bastante simples por comparación con el propio cerebro. Un animal social vive en un mundo de otros, un mundo de compañeros, rivales, parejas y enemigos potenciales. Para sobrevivir y prosperar en un mundo así, hay que desarrollar una buena predicción de lo que van a hacer a continuación estos otros individuos. Predecir qué va a suceder en el mundo inanimado es una nimiedad en comparación con predecir lo que va a suceder en el mundo social. Los psicólogos académicos, que trabajan con métodos científicos, no son realmente muy duchos en predecir la conducta humana. Los compañeros sociales, utilizando minúsculos movimientos de los músculos faciales y otras claves sutiles, suelen poseer una gran destreza en leer la mente y conjeturar la conducta futura. Humphrey opina que esta cualidad «psicológica natural» se ha desarrollado considerablemente en los animales sociales, casi como un tercer ojo u otro órgano complejo. El «ojo interior» es el órgano socio-psicológico evolucionado, igual que el ojo exterior es el órgano visual.

deben constituir una parte importante de su mundo simulado; presumiblemente por el mismo tipo de razón, la simulación misma puede ser considerada como una parte del mundo destinada a ser simulada. Otro término que exprese esta idea podría ser «conocimiento de sí mismo», pero pienso que ésta no es una explicación plenamente satisfactoria de la evolución de la conciencia y ello se debe solamente en parte a que involucra una regresión infinita. Si existe un modelo del modelo, ¿por qué no un modelo del modelo del modelo...?

Cualesquiera que sean los problemas filosóficos planteados por la conciencia, en beneficio de nuestro argumento puede ser considerada como la culminación de una tendencia evolutiva hacia la emancipación de las máquinas de supervivencia, en su calidad de ejecutivos que toman decisiones, de sus maestros últimos, los genes.

Los cerebros no tan sólo están a cargo de la administración diaria de los asuntos de las máquinas de supervivencia sino que han adquirido la habilidad de predecir el futuro y de actuar de acuerdo a ello. Tienen, incluso, el poder de rebelarse contra los dictados de los genes, por ejemplo, al negarse a tener todos los hijos que son capaces de engendrar. Pero en este aspecto el hombre constituye un caso muy especial, como veremos más adelante.

¿Qué tiene que ver todo esto con el altruismo y el egoísmo?

Estoy tratando de intensificar la idea de que el comportamiento animal, ya sea altruista o egoísta, se encuentra bajo el control de los genes sólo de una manera indirecta, pero en un sentido muy poderoso. Al dictaminar la forma en que las máquinas de supervivencia y sus sistemas nerviosos son construidos, los genes ejercen un poder fundamental en el comportamiento. Pero las decisiones inmediatas y la continuidad de ellas son tomadas por el sistema nervioso. Los genes son los diseñadores de la política primaria; los cerebros, sus ejecutivos. A medida que los cerebros evolucionan y se tornan altamente desarrollados, se hacen cargo, cada vez en una mayor medida, de las decisiones respecto a la política a seguir y para ello utilizan trucos y simulación. La conclusión lógica de esta tendencia, aún no alcanzada en especie alguna, sería que los genes le dieran a la máquina de supervivencia una sola instrucción general de la política a seguir, que sería más o menos ésta: haz lo mejor que te parezca con el fin de mantenernos vivos.

Las analogías entre las computadoras y la toma de decisiones por los seres humanos está muy bien. Pero ahora debemos regresar a la realidad y recordar que la evolución, de hecho, ocurre paso a paso, a través de la supervivencia diferencial de los genes en el acervo génico. Por lo tanto, para que evolucione un modelo de comportamiento —altruista o egoísta—, es necesario que un gen «para» ese comportamiento determinado subsista en el acervo génico con mayor éxito que un gen rival, o alelo, «para» un tipo distinto de comportamiento. Un gen para el comportamiento altruista significa cualquier

---

Hasta aquí considero convincente la argumentación de Humphrey, quien prosigue afirmando que el ojo interior opera por autoinspección. Cada animal mira hacia el interior de sus propios sentimientos y emociones, a fin de comprender los sentimientos y emociones de los demás. El órgano psicológico actúa por autoinspección. No estoy seguro de estar de acuerdo con que todo esto nos ayuda a comprender la consciencia, pero Humphrey es un escritor brillante y su libro resulta convincente.

gen que ejerza influencia sobre el sistema nervioso de tal manera que los seres tiendan a comportarse altruísticamente.[18] ¿Existe alguna evidencia experimental de herencia genética respecto al comportamiento altruista? No, hecho no sorprendente si consideramos el escaso trabajo realizado en la genética de cualquier comportamiento. En lugar de ello, me referiré a un estudio de un modelo de comportamiento que no es obviamente altruista pero que sí es bastante complejo para resultar interesante. Sirve de modelo para determinar cómo el comportamiento altruista puede ser heredado.

Las abejas melíferas sufren una enfermedad infecciosa denominada loque. Ataca a las larvas en sus celdillas. De la especie domesticada empleada por los apicultores, algunas corren más riesgo de contraer dicha enfermedad que otras, y resulta que la diferencia entre las razas es, por lo menos en ciertos casos, relativa al comportamiento. Existen las llamadas razas higiénicas que rápidamente erradican las epidemias mediante la localización de las larvas infectadas, arrastrando dichas larvas fuera de sus celdillas y arrojándolas fuera de las colmenas. Las razas susceptibles lo son porque no practican este infanticidio higiénico. El comportamiento realmente involucrado en este método

---

[18] Hay personas que, en ocasiones, muestran extrañeza ante expresiones como genes «para» el altruismo u otra conducta aparentemente compleja. Opinan (erróneamente) que, en cierto sentido, el gen debe contener la complejidad de la conducta. ¿Cómo puede haber un único gen del altruismo, dicen, cuando un gen se limita a codificar una cadena de proteinas? Pero lo único que significa hablar de un gen «para» es que un *cambio* del gen produce un cambio de algo. Una *diferencia genética* individual, al cambiar algún detalle de las moléculas de las células, produce una *diferencia* en procesos embrionarios ya complejos, y por tanto, por ejemplo, en la conducta.

Un gen mutante de los pájaros «para» el altruismo fraternal no es, con seguridad, el único responsable de toda una nueva pauta compleja de comportamiento. En este caso, el precursor más probable es la conducta paterna. Los pájaros tienen por naturaleza el complejo aparato nervioso necesario para alimentar y cuidar de sus descendientes. Este aparato se ha desarrollado en el transcurso de muchas generaciones de lenta evolución gradual, a partir de sus propios antecedentes (dicho sea de paso, los escépticos sobre los genes para el cuidado fraterno son a menudo incongruentes: ¿por qué no se muestran también escépticos en relación a los cuidados paternos, igualmente complejos?) La pauta de conducta pre-existente —en este caso, el cuidado paterno— estará mediada por una regla adecuada como «alimentar a todas esas cosas que graznan y permanecen con la boca abierta en el nido de sus padres.» El gen «para alimentar a hermanos y hermanas» podría operar, pues, acelerando la edad en la que madura esta regla en el curso del desarrollo. Un pajarito que lleve el gen fraterno como nueva mutación activará simplemente su regla «paterna» un poco antes que un pájaro normal. Tratará a esas cosas que graznan y permanecen con la boca abierta en el nido de sus padres, es decir, sus hermanos y hermanas, como si fuesen cosas que graznan y permanecen con la boca abierta en su propio nido, es decir, sus hijos. Lejos de ser una innovación conductual compleja, la «conducta fraterna» surgiría originalmente como una ligera variante en el calendario de desarrollo de la conducta ya existente. Como suele suceder, las falacias aparecen cuando olvidamos el esencial gradualismo de la evolución, el hecho de que la evolución adaptativa avanza por alteraciones pequeñas y graduales de estructuras de comportamiento preexistentes.

higiénico es bastante complicado. Las obreras deben localizar la celdilla de cada una de las larvas infectadas, remover la capa de cera que recubre la celdilla, extraer la larva, arrastrarla a través de la puerta de la colmena y arrojarla al descargadero de los desperdicios.

Hacer experimentos genéticos con las abejas es un asunto bastante complicado por diversas razones. Las obreras no se reproducen ordinariamente, de tal manera que es necesario cruzar una abeja reina de una raza con un zángano (macho) de otra raza y luego observar el comportamiento de las hijas obreras. Esto es lo que hizo W. C. Rothenbuhler. Descubrió que todas las colmenas de la primera generación de hijas híbridas eran no higiénicas: el comportamiento del padre perteneciente a la raza higiénica parecía haberse perdido, aun cuando resultó que los genes higiénicos se encontraban todavía allí, pero eran recesivos, al igual que los genes para los ojos azules. Cuando Rothenbuhler «volvió a cruzar» a los híbridos de la primera generación con una raza higiénica pura (nuevamente empleando, por supuesto, a abejas reinas y zánganos), obtuvo un resultado muy hermoso. Las hijas abejas de la colmena se dividieron en tres grupos. Uno de ellos demostró un comportamiento higiénico perfecto, un segundo grupo demostró carecer totalmente de dicho comportamiento y el tercero demostró un comportamiento intermedio. Este último grupo perforó las celdillas de cera de las larvas enfermas pero no continuó con el proceso de arrojar la larva. Rothenbuhler conjeturó que podía haber dos genes separados, uno para destapar la celdilla y otro gen para arrojar la larva fuera de la colmena. Las razas higiénicas normales poseen ambos genes y, en cambio, las razas susceptibles de contraer la enfermedad poseen sus alelos —rivales—. Los híbridos que sólo llegaron hasta la mitad del camino poseían, presumiblemente, el gen para romper la celdilla (en dosis doble) pero no aquellos genes para arrojar fuera a la larva. Rothenbuhler dedujo que su grupo experimental de abejas aparentemente en su totalidad no higiénicas, podían ocultar un subgrupo que poseía el gen para expulsar a la larva enferma, pero incapaz de demostrarlo porque carecían de los genes para romper las celdillas. Confirmó esta suposición de la manera más elegante al abrir él mismo las celdillas. Ciertamente, la mitad de las abejas aparentemente no higiénicas mostraron, desde ese momento, un comportamiento perfectamente normal en cuanto a arrojar las larvas fuera de la colmena.[19]

Esta historia ilustra una serie de puntos importantes que surgieron en el capítulo anterior. Demuestra que es perfectamente adecuado hablar de «un gen para un comportamiento determinado» aun si no tenemos la menor idea de la cadena química de causas embrionarias que relacionen el gen con el comportamiento. Puede resultar,

---

[19] Si el libro original hubiese tenido notas a pie de página, habría dedicado una de ellas a explicar —como hizo escrupulosamente el propio Rothenbuhler— que los resultados de la abeja no fueron tan limpios y ordenados. De las muchas colonias que, según la teoría, no debieron haber mostrado conducta higiénica, una la mostró sin embargo. En palabras del propio Rothenbuhler, «no podemos pasar por alto este resultado, aunque nos gustaría mucho hacerlo, pero estamos basando la hipótesis genética en otros datos.» Una mutación anómala en la colonia es una posible explicación, aunque no es muy probable.

incluso, que la cadena de causas involucre al conocimiento. Por ejemplo, podría suceder que los genes para abrir las celdillas ejerzan su efecto otorgando a las abejas una capacidad para distinguir, por medio del gusto, la cera infectada. Ello significaría que el hecho de comer la cera de las celdillas que cubren a las víctimas de la enfermedad les resulte gratificante y, por lo tanto, tiendan a repetirlo. Aun si así fuese como trabaja este gen será, todavía, un verdadero gen «para abrir las celdillas» siempre que, manteniéndose iguales los demás factores, las abejas que poseen el gen terminen por abrir las celdillas y las abejas que no lo poseen, no lo hagan.

Como segundo punto, veremos que, también, ilustra el hecho de que los genes «cooperan», en sus efectos, sobre el comportamiento de la máquina de supervivencia comunal. El gen para arrojar la larva es inútil a menos que vaya acompañado por el gen que abre la celdilla, y viceversa. Sin embargo, los experimentos genéticos demuestran, con igual claridad, que ambos genes son, en principio, separables en su viaje a través de las generaciones. En cuanto concierne a su útil trabajo, se puede pensar en ellos como una única unidad cooperadora, pero en cuanto a genes que se reproducen, son dos agentes libres e independientes.

En bien de nuestra hipótesis será necesario especular sobre los genes «para» que hagan todo tipo de cosas improbables. Si me refiero, por ejemplo, a un gen hipotético «para salvar a compañeros de ahogarse» y tal concepto parece increíble, recuérdese la historia de las abejas higiénicas. Recuérdese que no estamos hablando sobre el gen como el único antecedente de todas las complejas contracciones musculares, integraciones sensoriales y aun decisiones conscientes que se encuentran involucradas al salvar a alguien de ahogarse. Nada expresamos sobre el problema de si el aprendizaje, la experiencia o las influencias del medio ambiente entran en el desarrollo del comportamiento. Sólo debemos conceder que es posible para un solo gen —siendo iguales todos los demás factores y muchos otros genes esenciales, así como la presencia de factores del medio ambiente— hacer que un cuerpo tenga una mayor disposición a salvar a alguien de ahogarse de la que tendría su alelo. La diferencia entre los dos genes puede resultar, en el fondo, una pequeña diferencia en una simple variable cuantitativa. Los detalles del proceso de desarrollo embriónico, por muy interesantes que sean, son irrelevantes en cuanto a las consideraciones sobre la evolución. Konrad Lorenz ha dejado muy bien establecido este punto.

Los genes son maestros de la programación, y programan para sus vidas. Son juzgados de acuerdo con el éxito de sus programas al afrontar todos los riesgos que la vida lanza a sus máquinas de supervivencia, y el juez es el juez implacable del tribunal de la supervivencia. Más adelante veremos medios por los cuales la supervivencia de los genes puede ser fomentada por lo que parece ser un comportamiento altruista. Pero el obvio primer lugar entre las prioridades de una máquina de supervivencia, y del cerebro que toma las decisiones en su beneficio, es la supervivencia y la reproducción del individuo. Todos los genes de la «colonia» estarían de acuerdo sobre estas prioridades. Los animales, por lo tanto, llegan a extremos elaborados para encontrar y cazar sus alimentos; para evitar ser cazados y comidos; para evitar las enfermedades y los accidentes; para protegerse de las condiciones climáticas desfavorables; para encontrar

miembros del sexo opuesto y persuadirlos de convertirse en su pareja; y para otorgar a sus hijos ventajas similares a aquellas que gozan ellos mismos. No daré ejemplos —si se desea alguno, obsérvese cuidadosamente al primer animal salvaje que se tenga ocasión de contemplar. Pero sí deseo mencionar un tipo especial de comportamiento, ya que necesitaremos referirnos a él de nuevo cuando hablemos de altruismo y egoísmo. Me refiero al comportamiento que se puede calificar, en sentido general, como *comunicación.*[20]

Puede decirse que una máquina de supervivencia se ha comunicado con otra cuando influye en su comportamiento o en el estado de su sistema nervioso. No es ésta una definición que me guste tener que defender durante mucho tiempo, pero es bastante buena para nuestros propósitos actuales. Por influencia quiero decir influencia causal directa. Los ejemplos de comunicación son numerosos: los cantos de los pájaros, de las ranas y de los grillos; el agitar de la cola y el erizar de pelos en los perros; la «risa» de los chimpancés; los gestos y el lenguaje humanos. Un gran número de acciones de las máquinas de supervivencia promueven, de manera indirecta, el bienestar de los genes al influir el comportamiento de otras máquinas de supervivencia. Los animales hacen grandes esfuerzos para lograr que esta comunicación sea efectiva. Los cantos de los pájaros han encantado y desconcertado a sucesivas generaciones de hombres. Ya me he referido al más elaborado y misterioso canto de la ballena jorobada, con su prodigioso alcance, sus frecuencias que abarcan la totalidad del alcance del oído del hombre, y que va desde los subsónicos ruidos sordos hasta los chillidos ultrasónicos. Los cortones o grillos cebolleros amplifican su canto hasta alcanzar un volumen estentóreo al cantar en un hueco que ellos mismos cavan cuidadosamente en forma de un cuerno de doble exponencial, o megáfono. Las abejas danzan en la oscuridad con el fin de dar a otras abejas información exacta sobre la dirección y distancia en que se encuentra la comida, hazaña de comunicación que sólo encuentra paralelo en el lenguaje humano.

La historia tradicional narrada por los etólogos es que las señales de comunicación se desarrollan en mutuo beneficio del que envía y del que recibe el mensaje. Por ejemplo, los polluelos influyen el comportamiento de su madre al piar en un tono alto y penetrante cuando se encuentran perdidos o sienten frío. Ello normalmente produce el efecto inmediato de lograr que la madre acuda y conduzca sus polluelos a la nidada. Se puede

---

[20] Hoy ya no me considero tan satisfecho con este tratamiento de la comunicación animal. John Krebs y yo hemos comentado en dos artículos que la mayoría de las señales animales deben considerarse mejor; no como señales informativas o engañosas sino, más bien, *manipuladoras.* Una señal es un medio por el que un animal hace uso de la potencia muscular de otro. El canto del ruiseñor no es información, ni siquiera información engañosa. Es una oración persuasiva, hipnótica y hechizante. Este tipo de argumento se lleva a su conclusión lógica en *The Extended Phenotype,* y en el capítulo 13 de este libro he resumido una parte de él. Krebs y yo afirmamos que las señales surgen a partir de una interrelación de lo que llamamos lectura mental y manipulación. Un enfoque sorprendentemente distinto de toda la cuestión de las señales animales es el de Amotz Zahavi. En una de las notas del capítulo 9 comento las tesis de Zahavi simpatizando mucho más con ella que en la primera edición de este libro.

decir que este comportamiento se ha desarrollado en beneficio mutuo en el sentido de que la selección natural ha favorecido a los polluelos que pían cuando se encuentran perdidos y también a las madres que responden de manera adecuada a la piada.

Si lo deseamos (no es, realmente, necesario) podemos considerar que las señales tales como las de las llamadas de las ovejas poseen un significado, o son portadoras de información: en este caso, «Me encuentro perdido». La llamada de alarma emitida por pájaros pequeños, que mencioné en el capítulo primero, puede decirse que transmite información: «Hay un halcón». Los animales que reciben dicha información y actúan de acuerdo a ella resultan beneficiados. Por lo tanto, la información puede decirse que es cierta. Pero, los animales ¿comunican alguna vez falsas informaciones? ¿Dicen mentiras?

La noción de que un animal transmite una mentira está sujeta a error. De manera que debo prevenir tal situación. Recuerdo haber escuchado una conferencia dada por Beatrice y Allen Gardner sobre su famoso chimpancé «parlante» Washoe (emplea el Lenguaje de Signos Norteamericano, y su logro es de gran interés potencial para los estudiosos del lenguaje). Había algunos filósofos presentes en la sala, y en el debate sostenido después de la conferencia se mostraron muy inquietos respecto al problema de si Washoe podía decir una mentira. Tuve la impresión de que los Gardner pensaban que había aspectos más importantes que tratar, y yo estaba de acuerdo con ellos. En el presente libro empleo términos corno «engaño» y «mentira» en un sentido mucho más directo que aquellos filósofos. Ellos estaban interesados en la intención consciente de practicar el engaño. Si un pájaro utilizara la señal «Hay un halcón» cuando no hubiera ninguno y con ello lograra asustar y ahuyentar a sus compañeros con el fin de quedar solo para comerse todo el alimento, podríamos decir que dicho pájaro expresó una mentira. No querríamos decir con ello que, deliberadamente, tuvo la intención consciente de engañar. Todo lo que queda implícito es que el mentiroso obtuvo su comida a expensas de los demás pájaros, y la razón por la cual estos últimos se desbandaron fue debida a su reacción ante el grito del mentiroso, de una manera apropiada ante la presencia de un halcón.

Muchos insectos comestibles, como las mariposas del capítulo anterior, obtienen protección imitando la apariencia externa de otros insectos desagradables o provistos de un aguijón. Nosotros mismos nos engañamos a menudo, confundiendo a un tipo de mosca revoloteadora a rayas amarillas y negras con una avispa. Ciertas abejas que imitan a las moscas son aún más perfectas en su impostura. Los predadores también mienten. El alacrán marino espera, pacientemente, en el fondo del mar, fusionándose casi con el trasfondo. La única parte conspicua es un pedazo de carne, de apariencia de gusano, al extremo de una «caña de pescar» que se proyecta desde la parte más alta de su cabeza. Cuando se acerque una presa en forma de pez pequeño, el alacrán marino hará danzar su carnada en forma de gusano frente al pececillo con el fin de atraerlo hasta la región donde se encuentra oculta su propia boca. Abrirá, repentinamente, sus mandíbulas y el pececillo será succionado y devorado. El alacrán marino mentirá, explotando la tendencia del pececillo a acercarse a los objetos que tengan la apariencia y se retuerzan como gusanos. Dirá: «Aquí hay un gusano», y cualquier pez pequeño que «crea» la mentira será rápidamente comido.

Algunas máquinas de supervivencia explotan el deseo sexual de otras. Las orquídeas en forma de abejas inducen a las abejas a copular con sus flores debido a su enorme parecido con las abejas hembras. Lo que la orquídea gana con este engaño es la polinización, ya que una abeja que sea engañada por la apariencia de los orquídeas transportará, de paso, el polen de una a otra. Las luciérnagas (que, en realidad, son escarabajos) atraen a sus compañeros lanzando pequeños relámpagos de luces a ellos destinados. Cada especie posee su intermitente patrón de luces que impide la confusión entre las especies y la consiguiente y perjudicial hibridación. Al igual que los marineros buscan los tipos de señales de determinados faros, así las luciérnagas buscan las señales codificadas de sus propias especies. Las hembras del género *Photuris* han «descubierto» que pueden atraer a los machos del género *Photinus* si imitan el código de luces empleado por una hembra *Photinus*. Ellas así lo hacen, y cuando un macho *Photinus* es engañado y se aproxima, es sumariamente devorado por la hembra *Photuris*. Las sirenas y Lorelei surgen en nuestras mentes como analogías, pero los habitantes de Cornualles preferirán pensar en que los naufragios de tiempos antiguos eran provocados por hombres que empleaban linternas para atraer los barcos contra las rocas y luego saquear los cargamentos que arrojaban los buques naufragados.

Siempre que se desarrolla un sistema de comunicación, existe el peligro constante de que alguien explote el sistema para sus propios fines. Hemos sido criados bajo la perspectiva de la evolución que considera «el bien de las especies» y, naturalmente, pensamos que los mentirosos y los engañadores pertenecen a especies diferentes: predadores, víctimas, parásitos, etc. Sin embargo, debemos esperar que surjan mentiras y engaños y explotación egoísta de la comunicación, siempre que difieran los intereses de los genes de individuos diferentes. Ello incluirá a individuos de la misma especie. Como veremos, debemos esperar que los niños engañen a sus padres, los maridos a sus esposas y los hermanos mientan a sus hermanos.

Aun la creencia de que las señales de comunicación animal se desarrollaron originalmente para fomentar el beneficio mutuo y luego, más adelante, fueron explotadas por partes malévolas, es demasiado simple. Bien puede ser que toda comunicación animal contenga un elemento de engaño desde el principio, ya que toda interacción animal involucra, por lo menos, algún conflicto de intereses. El siguiente capítulo nos presenta un vigoroso concepto relacionado con los conflictos de intereses analizados desde un punto de vista evolutivo.

V. AGRESIÓN: LA ESTABILIDAD Y LA MÁQUINA EGOÍSTA

El presente capítulo abordará, en su mayor parte, el tópico con tanta frecuencia mal entendido de la agresión. Continuaremos tratando al individuo como a una máquina egoísta, programada para realizar cualquier cosa que sea mejor para sus genes considerados en su conjunto. Éste es el lenguaje de la conveniencia. Al finalizar el capítulo retornaremos al lenguaje de los genes individuales.

Para una máquina de supervivencia, otra máquina de supervivencia (que no sea su propio hijo u otro pariente cercano) constituye una parte de su entorno, al igual que una roca, un río o un bocado de alimento. Es algo que obstruye el camino que puede ser utilizado. Difiere de una roca o un río en un aspecto importante: tiene tendencia a devolver el golpe. Ello se debe a que también es una máquina que guarda sus genes inmortales en administración para el futuro, y al igual que la primera máquina de supervivencia no se detendrá ante nada para preservarlos. La selección natural favorece a los genes que controlan a sus máquinas de supervivencia de tal manera que hacen el mejor uso posible de su entorno. Ello incluye el hacer el mejor uso de otras máquinas de supervivencia, ya sea de la misma especie o de especies diferentes.

En algunos casos las máquinas de supervivencia parecen casi no interferir en las vidas de unas y otras. Por ejemplo, los topos y los mirlos no se comen entre sí, no forman parejas o compiten por el espacio vital. Aun así, no debemos considerarlos como aislados totalmente. Pueden competir por algo, quizá por los gusanos de tierra. Ello no significa que alguna vez se vea a un topo y a un mirlo tirando de los extremos opuestos de un gusano; en realidad, es probable que un mirlo ni siquiera pose sus ojos sobre un topo en toda su vida. Pero si se eliminara a la población de topos, el efecto sobre los mirlos sería dramático, aun cuando no me atrevo a predecir sus detalles, ni por cuáles rutas indirectas y tortuosas podría ejercerse dicha influencia.

Las máquinas de supervivencia de diferentes especies se influyen unas a otras en una variedad de formas. Pueden ser predadores o víctimas, parásitos o huéspedes competidores por algún recurso escaso. Pueden ser explotados de maneras especiales, como por ejemplo cuando las abejas son utilizadas, como portadoras del polen, por las flores.

Las máquinas de supervivencia pertenecientes a las mismas especies tienden a intervenir más directamente en la vida de las demás. Ello se debe a diversas razones. Una de ellas es que la mitad de la población de la propia especie son compañeros potenciales, así como también padres potenciales y trabajadores explotables para sus hijos. Otra razón es que los miembros de la misma especie, al ser muy similares entre sí, siendo máquinas para preservar genes en el mismo tipo de lugar, con la misma forma de vida, son, especialmente, competidores directos de todos los recursos necesarios para la vida. Para

un mirlo, un topo puede ser un competidor, pero no es ni remotamente tan importante como otro mirlo. Los topos y los mirlos pueden competir por los gusanos, pero los mirlos entre sí compiten por los gusanos y todo lo demás. Si son miembros del mismo sexo, pueden también competir por sus parejas sexuales. Por razones que veremos más adelante, normalmente los machos son los que compiten entre sí por las hembras. Ello significa que un macho puede beneficiar a sus propios genes si efectúa algo dañino a otro macho con el cual se encuentra compitiendo.

La política lógica para una máquina de supervivencia podría ser, en apariencia, asesinar a sus rivales y luego, de manera preferente, comérselos. Aun cuando el asesinato y el canibalismo ocurren en la naturaleza, no son tan comunes como una interpretación ingenua de la teoría relativa al egoísmo de los genes podría predecir. En realidad, Konrad Lorenz, en su libro *Sobre la agresión,* subraya el carácter restringido y caballeroso de la lucha animal. Para él el hecho notable de las luchas entre animales es que son torneos formales reñidos según reglas precisas, como las que rigen en el boxeo o en la esgrima. Los animales pelean con los puños enguantados y con los floretes despuntados. Las amenazas y la fanfarronada reemplazan a la intensidad mortal. Los gestos de rendición son reconocidos por los vencedores, quienes se abstienen de asestar el golpe o el mordisco mortal que nuestra ingenua teoría podría esperar.

Esta interpretación de la agresión animal, de cualidades restringidas y formales, puede ser discutida. En especial, es ciertamente un error condenar al pobre *Homo sapiens* como perteneciente a la única especie que mata a sus propios congéneres, como el único heredero de la marca de Caín, y otros cargos similares melodramáticos. El hecho de que un naturalista acentúe la violencia o la moderación en las agresiones animales depende, en cierta medida, de las especies de animales que él suele observar, y en parte, de las ideas preconcebidas que tenga sobre la evolución —Lorenz, después de todo, es partidario de la teoría del «bien de las especies». Aun si ha sido exagerado, el punto de vista de las luchas entre animales con los puños enguantados parece implicar, por lo menos, algo de verdad. Superficialmente aparenta ser un tipo de altruismo. La teoría del gen egoísta debe afrontar la difícil tarea de dar una explicación. ¿A qué se debe que los animales no intenten matar a los miembros rivales en todas las oportunidades posibles?

La respuesta general a este problema es que existen costos, así como beneficios, derivados de una belicosidad declarada, para no considerar sólo los costos obvios en tiempo y energía. Por ejemplo, supongamos que tanto *B* como *C* son mis rivales, y, por casualidad, me encuentro con *B.* Podría parecer un acto prudente de mi parte, en mi calidad de individuo egoísta, tratar de matar a *B.* Pero, pensemos un momento. También *C* es mi rival, y C es también el rival de *B.* Al matar a *B* le estoy haciendo, potencialmente, un favor a C ya que elimino a uno de sus rivales. Quizá sería mejor dejar a *B* con vida, pues entonces él podría competir o luchar con *C* beneficiándome a mí indirectamente. La moraleja que se desprende de este simple e hipotético ejemplo es que no existe un mérito obvio en tratar de matar, de forma indiscriminada, a los rivales. En un amplio y complejo sistema de rivalidades, eliminar a un rival de la escena no representa, necesariamente, un beneficio: es posible que otros rivales se beneficien con su muerte más que uno mismo. Este es el tipo de dura lección que han tenido que aprender los

funcionarios encargados del control de las plagas. Se presenta una plaga agrícola seria, se descubre una buena forma de exterminarla y alegremente se actúa en concordancia, sólo para descubrir que otra plaga se beneficia con la exterminación más que el agricultor, quien termina peor que antes.

Por otra parte, podría parecer una buena idea matar o al menos luchar contra ciertos rivales de una manera preferente. Si *B* es un elefante marino que posee un gran harén de hembras, y yo soy otro elefante marino que puedo apoderarme de su harén matándolo, podría sentirme tentado a intentarlo. Pero existen costos y riesgos aun en la belicosidad selectiva. Obra en ventaja de *B* el hecho de luchar a la defensiva, tratando de resguardar su valiosa propiedad. Si yo inicio una lucha, tengo tantas posibilidades de terminar muerto como las tiene él. Quizá más aún. Él posee un recurso valioso, y por ello deseo luchar contra él. Pero ¿por qué posee dicho recurso? Quizá lo ganó en un combate. Probablemente haya derrotado a otros retadores antes de luchar conmigo. Probablemente sea un buen luchador. Aun si gano la pelea y obtengo el harén, tal vez quede tan magullado que no pueda gozar de los beneficios. También la lucha requiere tiempo y energía. Quizá sea mejor conservarlas por el momento. Si me concentro en alimentarme y procuro quedar al margen de los problemas durante algún tiempo, creceré y me pondré más fuerte. Lucharé contra él por el harén al fin, pero puedo tener una mejor oportunidad de ganar más tarde si espero, en vez de precipitarme ahora.

Este soliloquio subjetivo es sólo una manera de señalar que una decisión para emprender o no una batalla debería ir precedida, idealmente, por un cálculo complejo, si bien inconsciente, de los «costos-beneficios». Los beneficios potenciales no aparecen todos a favor de la lucha, aunque indudablemente algunos sí lo están. De manera similar, durante la pelea, cada decisión táctica sobre si es aconsejable seguir la escalada e intensificarla o enfriarla implica costos y beneficios que debieran ser, en principio, analizados. Los etólogos han apreciado este problema desde hace mucho tiempo, pero de una forma imprecisa, lo que ha inducido a J. Maynard Smith, no considerado normalmente como un etólogo, a expresar la idea enérgica y claramente. En colaboración con G. R- Price y G. A. Parker, emplea la rama de las matemáticas conocida como técnica de la ley de probabilidades. Sus refinadas ideas pueden ser expresadas en palabras corrientes sin utilizar símbolos matemáticos, si bien es cierto que ello afecta, en parte, al rigor.

El concepto esencial que introduce Maynard Smith se refiere a la *estrategia evolutivamente estable,* idea que él reconstruye a partir de W. D. Hamilton y R. H. MacArthur. Una «estrategia» es una política de comportamiento preprogramada. Un ejemplo de estrategia sería: «Atacar al adversario; si huye, perseguirlo; si contraataca, huir.» Es importante tener en cuenta que no nos estamos refiriendo a una estrategia conscientemente ideada por el individuo. Es necesario recordar que estamos representando al animal como una máquina de supervivencia robot provista de una computadora preprogramada que controla los músculos. Representar la estrategia como un juego de simples instrucciones en nuestro idioma es sólo una forma conveniente para que nosotros podamos considerarla. Por algún mecanismo no especificado, el animal se comporta como si estuviese siguiendo dichas instrucciones.

Una estrategia evolutivamente estable o EEE es definida como una estrategia que, si la mayoría de la población la adopta, no puede ser mejorada por una estrategia alternativa.[21] Es una idea sutil e importante. Otra manera de expresarlo sería decir que la mejor estrategia a seguir por un individuo depende de lo que la mayoría de la población esté haciendo. Ya que el resto de la población consiste en individuos, cada uno de los cuales trata de potenciar al máximo su *propio* éxito, la única estrategia que persista será la que, una vez evolucionada, no pueda ser mejorada por ningún individuo que difiera de ella. A un cambio ambiental considerable puede seguir un breve período de inestabilidad evolutiva, quizá se produzca una fluctuación entre la población. Pero una vez que se logra una EEE, ésta permanecerá; la selección penalizará cualquier desviación respecto de ella.

Con el fin de aplicar esta idea a la agresión, consideremos uno de los casos hipotéticos más simples de Maynard Smith. Supongamos que existen dos tipos de estrategia de lucha en una población de especies determinadas, llamadas *halcones* y *palomas.* (Los nombres se refieren a su uso convencional por parte de los seres humanos y no guardan relación con los hábitos de los pájaros de los cuales se han derivado los nombres; las palomas son, en realidad, pájaros bastante agresivos.) Todo individuo de nuestra población hipotética está clasificado ya sea como *halcón* o como *paloma.* Los halcones lucharán siempre tan dura y desenfrenadamente como les sea posible, replegándose sólo cuando se encuentren gravemente heridos. Las palomas se limitarán a amenazar de una forma digna y convencional, sin dañar jamás a nadie. Si un halcón ataca a una paloma, ésta se alejará rápidamente y así no resultará dañada. Si un halcón ataca a otro halcón, continuarán la lucha hasta que uno de ellos resulte muerto o gravemente herido. Si una paloma se enfrenta a otra paloma nadie saldrá lesionado; se limitarán a asumir una postura, una frente a la otra, durante un largo tiempo hasta que una de ellas se canse o decida no molestarse más y, por lo tanto, ceda. Por el momento, asumiremos que no hay forma de que un individuo pueda saber, por adelantado, si un rival determinado es

---

[21] Me gustaría expresar ahora la idea esencial de una EEE de la siguiente y más económica forma. Una EEE es una estrategia que funciona bien frente a las copias de sí misma. La razón es la siguiente. Una estrategia de éxito es la que domina a la población. Por lo tanto, tenderá a encontrar copias de sí misma. En consecuencia, no seguirá teniendo éxito hasta que supere a las copias de sí misma. Esta definición no es tan matemáticamente precisa como la de Maynard Smith, y no puede sustituir a su definición porque, en realidad, es incompleta. Pero tiene la virtud de contener, intuitivamente, la idea básica de la EEE.

La concepción de la EEE está hoy más generalizada entre los biólogos que cuando se escribió este capítulo. El propio Maynard Smith ha resumido las reformulaciones publicadas hasta 1982 en su *Evolution and the theory of games.* Geoffrey Parker, otro de los principales contribuyentes a la materia, ha escrito una formulación algo más reciente. La obra de Robert Axelrod *The evolution of cooperation* utiliza la teoría EEE, pero no voy a comentarla aquí, pues uno de mis dos nuevos capítulos, «Los buenos chicos acaban primero», está ampliamente dedicado a explicar la obra de Axelrod. Mis propios escritos sobre la teoría de la EEE desde la primera edición de este libro, figuran en un artículo titulado «¿Buena estrategia o estrategia evolutivamente estable?», y en los trabajos en colaboración sobre las avispas cavadoras que se comentan más abajo.

un halcón o una paloma. Sólo lo descubre al iniciarse la lucha, y no guarda memoria de pasadas luchas con otros individuos por las cuales guiarse.

Ahora, como una convención puramente arbitraria, asignaremos «puntos» a los contendientes. Digamos 50 puntos por ganar o por perder -100 puntos por resultar gravemente herido, y -10 por perder el tiempo en una larga disputa. Puede considerarse que dichos puntos son directamente convertibles en la moneda de supervivencia de los genes. Un individuo cuya puntuación sea alta, que tenga un alto promedio de «pago», es un individuo que deja tras de sí muchos genes en el acervo génico. Dentro de amplios límites, los valores numéricos no cuentan para el análisis, pero nos ayudan a pensar acerca del problema.

El aspecto importante es que *no* estamos interesados en si los halcones derrotarán a las palomas cuando peleen con ellas. Ya sabemos la respuesta: los halcones siempre ganarán. Lo que nos interesa saber es si los halcones o las palomas constituyen una estrategia evolutivamente estable. Si una de ellas es una EEE y la otra no lo es, hemos de esperar que la que es una EEE evolucionará. Teóricamente es posible que haya dos EEE. Ello sería cierto si, cualquiera que fuese la estrategia mayoritaria de la población, ya sea la del halcón o la de la paloma, la mejor estrategia para un individuo fuera atenerse a ella. En este caso, la población tendería a seguir cualquiera de los dos estados estables que se produjese primero. Sin embargo, como ahora veremos, ninguna de estas dos estrategias, halcón o paloma, podrían ser evolutivamente estables por sí solas y, por lo tanto, no deberíamos esperar que ninguna de ellas evolucionara. Para demostrarlo debemos calcular el promedio de los resultados finales.

Supongamos que tenemos una población consistente enteramente en palomas. Siempre que se pelean, nadie resulta herido. Los enfrentamientos consisten en torneos rituales y prolongados, duelos llamativos quizá, que no finalizan hasta que un rival cede. El ganador obtiene entonces 50 puntos por conseguir una ventaja en la disputa, pero paga una sanción de -10 por perder el tiempo en una larga contienda de miradas fijas, de manera que consigue 40 puntos en total. El perdedor también sufre una penalización de -10 puntos por perder el tiempo. Como promedio, cualquier paloma individual puede ganar la mitad de sus disputas y perder otras tantas. Por lo tanto, su resultado final por contienda es el promedio de +40 y -10, lo que equivale a +15. Considerando lo anteriormente expuesto, cada paloma individual en una población de palomas parece desempeñarse bastante bien.

Pero supongamos ahora que en la población surge un halcón mutante. Ya que él es el único halcón que se encuentra por los alrededores, todas sus luchas serán contra una paloma. Los halcones siempre vencen a las palomas, de tal manera que él obtiene +50 por cada pelea y es éste su resultado final. Goza de una enorme ventaja sobre las palomas cuyo promedio de puntos logrado sólo alcanza a +15. Como resultado de ello, los genes de los halcones se esparcirán rápidamente a través de la población. Producto de esta nueva situación, cada halcón ya no puede contar con que cada rival que tenga enfrente será una paloma. Para tomar un ejemplo extremo: si los genes de los halcones se esparcieran tan prósperamente que toda la población estuviese formada por halcones, todas las peleas serían entre halcones. Las cosas serían ahora muy diferentes. Cuando un

halcón se enfrenta a otro, uno de ellos resulta seriamente herido y obtiene una puntuación de -100, mientras que el ganador logra +50 puntos. Cada halcón, en una población de halcones, puede esperar ganar la mitad de sus batallas. Su promedio de puntos por pelea se encontraría, por lo tanto, entre +50 y -100, lo que da un resultado de -25. Consideremos ahora una sola paloma en una población de halcones. Seguramente perderá todas sus peleas, pero, por otra parte, nunca resultará dañada. Su promedio de puntos obtenidos será de 0 en una población, de halcones, mientras que el promedio logrado por un halcón en una población de halcones es de -25. Los genes de las palomas, por consiguiente, tenderán a esparcirse a través de la población.

De la forma en que he narrado la historia parece ser que se provocará una continua oscilación en la población. Los genes de los halcones impondrán su influjo creciente; luego y como consecuencia de la mayoría de halcones, las palomas obtendrán ventaja y aumentarán su número hasta que, una vez más, los genes de los halcones comiencen a prosperar, y así sucesivamente. Sin embargo, no tiene por qué provocarse una oscilación como la descrita. Existe una relación estable entre halcones y palomas. Para el sistema especial de puntos arbitrarios que estamos empleando, la relación estable, si se deduce, sería de $\left(\frac{5}{12}\right)$ palomas a $\left(\frac{7}{12}\right)$ halcones.

Cuando se alcanza esta relación estable, el resultado promedio de los halcones es exactamente igual al resultado promedio de las palomas. Por ende, la selección no favorece a uno más que a otro. Si el número de halcones en una población empezara a elevarse de tal manera que la relación dejara de ser de $\left(\frac{7}{12}\right)$, las palomas empezarían a lograr una ventaja adicional, y la relación volvería a situarse en su estado estable. Así como encontraremos que la relación estable en el sexo es de 50:50, de igual manera la relación estable entre halcones y palomas, en este hipotético caso, es de 7:5. En cada caso, si hay oscilaciones en torno al punto estable éstas no son, necesariamente, considerables.

Superficialmente, parece como si nos estuviésemos refiriendo un poco a la selección de grupo, pero en realidad no se trata de nada por el estilo. Parece selección de grupo porque nos permite pensar en una población poseedora de un equilibrio estable, al cual tiende a retornar cuando éste es perturbado. Pero la EEE es un concepto bastante más sutil que la selección de grupo. No tiene relación alguna con el hecho de que algunos grupos tengan más éxito que otros. Ello puede quedar muy bien explicado si empleamos el arbitrario sistema de puntos de nuestro hipotético ejemplo.

Un individuo obtiene como promedio un resultado final de $6.\left(\frac{7}{12}\right)$ en una población estable consistente en $\left(\frac{7}{12}\right)$ de halcones y $\left(\frac{5}{12}\right)$ de palomas. Este resultado es válido tanto si el individuo es un halcón como si es una paloma. Bien, $6.\left(\frac{1}{4}\right)$ es un promedio

bastante más bajo que el resultado final obtenido por una paloma en una población de palomas (15). Solamente si todos estuviesen de acuerdo en ser una paloma, todos los individuos resultarían beneficiados. Por medio de una simple selección de grupo, tendríamos que cualquier grupo en el cual todos los individuos estuviesen mutuamente de acuerdo para ser palomas tendría mucho más éxito que un grupo rival situado en relación a la EEE. (En realidad, una concentración integrada sólo por palomas, no constituiría el grupo con mayores posibilidades de éxito. Un grupo consistente en $\left(\frac{1}{6}\right)$ de halcones y $\left(\frac{5}{6}\right)$ de palomas obtendrá un resultado promedio por contienda de 16.$\left(\frac{2}{3}\right)$. Ésta sería la formación con mayor posibilidad de éxito, pero considerando nuestros actuales objetivos, podemos ignorarla. Una concentración más simple, constituida por palomas exclusivamente, con su promedio final, por individuo, de 15, presenta un resultado individual bastante mejor que el dado por la EEE.) Así, la teoría de la selección de grupo pronosticaría una tendencia hacia la evolución que favorecería a una concentración de palomas exclusivamente, ya que un grupo que contuviese una proporción $\left(\frac{7}{12}\right)$ de halcones resultaría menos próspero. Pero el problema que plantean estas concentraciones, aun aquellas que resultan, a largo plazo, en beneficio de todos, es que son propensas a que se cometan abusos en su seno. Es un hecho cierto que es más beneficioso para todos los miembros el pertenecer a un grupo de palomas que a un grupo de EEE. Por desgracia, en los grupos de palomas la intromisión de un solo halcón supone un éxito tan rotundo que nada puede impedir la evolución de los halcones. La concentración está, por lo tanto, destinada a ser disuelta por la traición desde dentro. Una EEE es estable, no porque sea especialmente buena para los individuos que en ella participan, sino simplemente porque es inmune a este tipo de traición.

Es posible que los seres humanos participen en pactos o conspiraciones que resulten en beneficio de cada uno de los individuos implicados, aun cuando ellos no sean estables en el sentido de la EEE. Ello es posible sólo por el hecho de que cada individuo emplea su previsión *consciente y* es capaz de comprender que favorece a sus propios intereses, a largo plazo, si obedece las reglas del pacto. Aun en los pactos formulados por seres humanos existe el peligro constante de que los individuos, al estar en condiciones de ganar mucho en un plazo breve, caigan en la abrumadora tentación de romperlo. Quizá el mejor ejemplo lo constituya la fijación de precios. Si se uniforman los precios de la gasolina a un determinado valor artificialmente alto, ello beneficiará, a largo plazo, a todos los dueños de garajes. La regulación de precios basada en estimaciones conscientes, considerando los mejores intereses a largo plazo, puede ser válida durante largos períodos. Una que otra vez, no obstante, un individuo cede a la tentación de reducir sus precios. Inmediatamente, sus vecinos siguen el ejemplo y una ola de reducción de precios se extiende sobre el país. Desgraciadamente para el resto de nosotros, la previsión consciente de los dueños de garajes se reafirma y formulan un nuevo pacto de fijación de precios. De tal manera, aun en el hombre, especie que posee el

don de la previsión consciente, los pactos o conjuras basados en intereses a largo plazo oscilan, constantemente, al borde del colapso debido a la traición que se produce en su seno. En los animales salvajes, controlados por los genes en lucha, es todavía más difícil determinar formas en que podrían evolucionar estrategias de conspiración o en beneficio de los grupos. Esperemos encontrar estrategias evolutivas estables por todas partes.

En nuestro ejemplo hipotético formulamos la simple conjetura de que todo individuo era o paloma o halcón. Finalizamos estableciendo una relación evolutivamente estable entre halcones y palomas. En la práctica, ello significa que existe una proporción estable entre los genes de los halcones y los genes de las palomas en el acervo génico. El término técnico genético para definir este estado es polimorfismo estable. En cuanto a las matemáticas concierne, un equivalente exacto de la EEE puede lograrse sin polimorfismo de la siguiente manera: si *cada individuo* es capaz de comportarse ya sea como un halcón o una paloma en cada contienda particular, puede lograrse una EEE en la cual todos los individuos tienen las mismas *posibilidades* de comportarse como un halcón, es decir $\left(\frac{7}{12}\right)$ según nuestro ejemplo particular. En la práctica ello significaría que cada individuo participa en cada enfrentamiento habiendo tomado una decisión al azar sobre si comportarse en esa ocasión como un halcón o como una paloma; al azar, pero con una propensión de 7:5 en favor del halcón. Es muy importante que las decisiones, aun inclinadas hacia el comportamiento propio de un halcón, se tomarían al azar en el sentido de que un rival no tiene manera de averiguar cómo se comportará su adversario en una contienda dada. No sirve, por ejemplo, interpretar el papel del halcón durante siete luchas seguidas, luego el de la paloma durante las cinco luchas siguientes, y así sucesivamente en su comportamiento. Si un individuo adoptara tan simple secuencia, su rival pronto se daría cuenta de ella y sacaría ventaja de su conocimiento. La forma de obtener ventaja de un estratega que adopta una secuencia simple es representar el papel del halcón sólo cuando se sabe que él va a interpretar el papel de la paloma.

La historia de los halcones y las palomas es, por supuesto, ingenuamente sencilla. Es un «modelo», algo que realmente no sucede en la naturaleza, pero que nos ayuda a comprender lo que sí sucede en ella. Los modelos pueden ser muy simples, como el que acabamos de presentar, y aun así ser útiles para entender un punto o captar una idea. Los modelos simples pueden ser elaborados y gradualmente tornarse más complejos. Si todo marcha bien, a medida que se vuelven más complejos se asemejan más al mundo real. Una manera por la cual podemos empezar a desarrollar el modelo de los halcones y las palomas es mediante la introducción de algunas estrategias más. Los halcones y las palomas no son las únicas posibilidades. Una estrategia más compleja presentada por Maynard Smith y Price es denominada *El vengador.*

Un vengador interpreta el papel de la paloma en el inicio de cada pelea. Ello quiere decir, que no monta un ataque salvaje y total como lo haría un halcón, sino que lleva a cabo un combate convencional, amenazador. Si su adversario lo ataca, retrocede sin embargo. En otras palabras, un vengador se comporta como un halcón cuando es atacado por un halcón y como una paloma cuando se enfrenta a una paloma. Cuando encuentra a

otro vengador hace el papel de una paloma. Un vengador es un *estratega condicional.* Su comportamiento depende del comportamiento de su adversario.

Otro estratega condicional es denominado *pendenciero.* Un pendenciero va de un sitio a otro comportándose como un halcón hasta que alguien le devuelve los golpes. Reacciona huyendo de inmediato. Otro estratega condicional es el *vengador-sonda.* Un vengador-sonda es básicamente igual que un vengador, pero, ocasionalmente, intenta una breve escalada experimental en la contienda. Persiste en su comportamiento de halcón si su adversario no responde al ataque. Si, por otra parte, su adversario presenta batalla, regresa a su táctica de amenaza convencional al igual que una paloma. Si es atacado se desquita al igual que un vengador corriente.

Si las cinco estrategias que he mencionado se deja que actúen libremente en una simulación en una computadora, sólo una de ellas, la del vengador, surge como evolutivamente estable.[22] El vengador-sonda es casi estable. La paloma no lo es debido a que una población de palomas podría ser invadida por halcones y pendencieros. El halcón no es estable porque una población de halcones podría ser invadida por palomas y pendencieros. Los pendencieros tampoco lo son, ya que una población de pendencieros podría ser invadida por halcones. Una población de vengadores no sería invadida por ninguna otra estrategia, ya que no hay otra que dé un mejor resultado que la de los mismos vengadores. No obstante, las palomas obtienen un resultado igualmente bueno en una población de vengadores. Ello significa que, siendo los demás factores iguales, el número de las palomas se puede incrementar lentamente. Ahora bien, si el número de las palomas se elevase hasta alcanzar una cifra significativa, los vengadores-sonda (e, incidentalmente, los halcones y los pendencieros) empezarían a lograr una ventaja, ya que logran un resultado mejor que los vengadores cuando luchan contra las palomas. Los mismos vengadores sonda, a diferencia de los halcones y los pendencieros, constituyen casi una EEE, en el sentido de que, en una población de vengadores-sonda, sólo una estrategia diferente de la suya, formada por los vengadores, obtiene un mejor resultado, pero sólo levemente superior. Podemos suponer, por lo tanto, que una mezcla de vengadores y vengadores-sonda podría tender a predominar, quizá con cierta oscilación

---

[22] Desgraciadamente, esta afirmación era errónea. El error estaba en el artículo original de Maynard Smith y Price, y yo lo repetí en este capítulo, acentuándolo incluso al efectuar la absurda afirmación de que el vengador-sonda constituye «casi» una EEE (si una estrategia es «casi» una EEE, entonces no es una EEE y se verá invadida). Superficialmente, el vengador parece un EEE porque, en una población de vengadores, ninguna otra estrategia funciona mejor. Pero la paloma funciona igualmente bien porque, en una población de vengadores, su conducta no se distingue de la del vengador. Por eso, la paloma puede entrar en la población. Lo problemático es lo que viene a continuación. J.S. Gale y el Revd. L.J. Eaves realizaron una simulación dinámica por ordenador en la que llevaron a una población modelo de animales a través de un gran número de generaciones de evolución. Mostraron que una verdadera EEE, en este juego, es en realidad una mezcla estable de halcones y pendencieros. No es éste el único error en la primera teoría de la EEE que se ha revelado mediante un tratamiento dinámico de este tipo. Otro buen ejemplo es un error mío, analizado en mis notas al capítulo 9.

en el tamaño de una pequeña minoría de palomas. Una vez más, no tenemos por qué pensar en términos de un polimorfismo en el cual cada individuo interprete siempre una u otra estrategia. Cada individuo podría representar una mezcla compleja entre un vengador, un vengador-sonda y una paloma. Dicha conclusión teórica no se encuentra muy alejada de lo que realmente sucede en la mayoría de los animales salvajes. Hemos explicado, en cierto sentido, el aspecto relativo a los «puños enguantados» en la agresión animal. Los detalles dependen, por supuesto, del exacto número de puntos asignados al ganador, al que resulta lastimado, al que pierde el tiempo, etc. En los elefantes marinos, el premio por obtener una victoria puede estar cercano a obtener derechos casi monopolistas sobre un numeroso harén de hembras. El resultado final por el triunfo debe estar, en consecuencia, calificado bastante alto. No es de extrañar que las luchas sean crueles y las probabilidades de que los combatientes resulten lesionados, muy altas. El costo de perder el tiempo debiera, presumiblemente, ser considerado pequeño en comparación con el costo de resultar herido y del beneficio al obtener la victoria. El costo de perder el tiempo para un pájaro pequeño en un clima frío, por otra parte, puede ser gigantesco. Un gran paro, cuando se encuentra alimentando a sus polluelos necesita atrapar una presa cada treinta segundos por término medio. Cada segundo de luz diurna es precioso. Aun el período relativamente corto que se emplea en una lucha de un halcón contra otro halcón podría ser, quizá, considerado como de una importancia mayor que el riesgo de resultar herido que tiene ese pájaro. Sabemos demasiado poco en la actualidad, desgraciadamente, para asignar cifras realistas a los costos y beneficios de las diversas consecuencias que resultan de los diversos actos en la naturaleza.[23] Debemos ser

---

[23] Hoy disponemos de algunas buenas mediciones de campo de los costes y beneficios en la naturaleza, que se han asociado a determinados modelos de EEE. Uno de los mejores ejemplos procede de las grandes avispas cavadoras doradas de Norteamérica. Las avispas cavadoras no son las conocidas avispas sociales de nuestros botes otoñales de mermelada, que son familias de obreras que trabajan para una colonia. Cada avispa cavadora hembra va a la suya y dedica su vida a proporcionar cobijo y alimento a una sucesión de larvas propias. Típicamente, una hembra empieza cavando en tierra un gran agujero, en cuya base hay una cámara vacía. A continuación se aplica a la caza de presas (en el caso de la gran avispa cavadora dorada, catídidos o saltamontes de cuernos largos). Cuando encuentra uno lo aguijonea hasta paralizarlo, y lo arrastra a su nido. Tras haber acumulado cuatro o cinco catídidos, pone un huevo encima del montón y cierra el agujero. El huevo se convierte en larva, que se alimenta de los catídidos. La razón de que paralice a la presa en vez de matarla es evitar que se pudra y pueda comerse viva, por lo tanto fresca. Fue este macabro hábito de las afines avispas *Ichneumon* lo que llevo a Darwin a escribir: «No puedo creer que un Dios benéfico y omnipotente haya creado deliberadamente a las icneumónidas con la intención expresa de que se alimenten con los cuerpos vivos de las orugas...» También pudo haber utilizado el ejemplo de un chef francés hirviendo vivas las langostas para conservar su sabor. Volviendo a la avispa cavadora, lleva una vida solitaria excepto por el hecho de que otras hembras laboran independientemente en la misma zona y, en ocasiones, ocupan la cavidad de otra para evitarse el trabajo de cavar otra. La Dra. Jane Brockman es una especie de equivalente de Jane Goodall en las avispas. Vino de Norteamérica para trabajar conmigo en Oxford, trayéndose consigo registros de casi todos

cuidadosos y no extraer conclusiones que resulten, simplemente, de nuestra arbitraria elección de puntuaciones. Las conclusiones generales importantes son: las estrategias evolutivamente estables tenderán a evolucionar; una EEE no significa lo mismo que la estrategia óptima que pueda lograr la concentración de un grupo; por último, el sentido común puede ser engañoso.

Otro tipo de juego bélico que Maynard Smith ha considerado, es la «guerra de desgaste». Puede suponerse que ésta surge en especies que nunca se enzarzan en combates serios, quizás en especies muy bien protegidas, en las cuales son muy improbables las heridas. En estas especies todas las disputas se solucionan asumiendo posturas convencionales. Una contienda siempre finaliza cuando un rival u otro cede. Con el fin de ganar, todo lo que se debe hacer es permanecer firme en su posición y mirar airadamente al adversario hasta que éste, al fin, se aleje. Obviamente, ningún animal puede permitirse el gastar un tiempo infinito amenazando; hay otras cosas importantes que hacer en otro lugar. El recurso por el cual él está compitiendo es valioso, pero no infinitamente valioso. Sólo vale un determinado tiempo y, al igual que en una sala de remate, cada individuo está dispuesto a gastar una determinada cantidad. El tiempo es la moneda en esta subasta en la que sólo participan dos licitadores.

---

los hechos de la vida de dos poblaciones enteras de avispas hembras individualmente identificadas. Estos registros eran tan completos que podían realizarse repartos individuales de tiempo de las avispas cavadoras. El tiempo es una mercancia económica: cuanto más tiempo se dedica a una parte de la vida, se dispone de menos tiempo para otras. Alan Grafen se unió a nosotros y nos enseñó a pensar correctamente sobre costes de tiempo y beneficios reproductivos. Encontramos evidencia de una verdadera EEE mixta en un juego de las avispas cavadoras hembra de una población de New Hampshire, aunque no pudimos encontrar la misma evidencia en otra población de Michigan. En resumen, las avispas hembra de New Hampshire, o bien cavan su propio nido o entran en el nido cavado por otras avispas cavadoras. Según nuestra interpretación, las avispas cavadoras pueden beneficiarse de ello porque algunos nidos son abandonados por sus constructoras originales y son, por tanto, reutilizables. No tiene objeto entrar en un nido ocupado, pero una avispa que pretende hacerlo no tiene forma de saber qué nidos están ocupados o abandonados. Corre el riesgo de pasar días en cohabitación, al final de los cuales puede encontrar cerrado el hueco, haciendo estériles todos sus esfuerzos: la otra ocupante ha puesto un huevo y será la que recoja los beneficios. Si en una población se repite mucho este fenómeno de la ocupación, empiezan a escasear los nidos vacíos, aumenta la probabilidad de cohabitación y, por tanto, vale la pena cavar. Por el contrario, si hay muchas avispas cavadoras, la gran disponibilidad de agujeros favorece las invasiones. Hay una frecuencia crítica de invasión en la población en la que resultan igualmente provechosas la actividad de cavar y la de invadir. Si la frecuencia real es inferior a la frecuencia crítica, la selección natural favorece la invasión, porque hay una buena oferta de agujeros abandonados. Si la frecuencia real es mayor que la frecuencia crítica, hay escasez de agujeros disponibles y la selección natural favorece la actividad cavadora. De este modo se mantiene un equilibrio en la población. Esta evidencia cuantitativa y detallada sugiere que se trata de una verdadera EEE mixta, en la que cada avispa cavadora tiene la probabilidad individual de cavar o invadir, y no de una población con una mezcla de especialistas en cavar e invadir.

Supongamos que todos los individuos calculan, por anticipado, exactamente cuánto tiempo piensan que vale un determinado tipo de recurso, digamos una hembra. Un individuo mutante que esté dispuesto a permanecer un poco más, ganará siempre. De tal manera que la estrategia de mantener un límite fijo de puja es inestable. Aun si el valor del recurso puede ser estimado de manera bastante precisa, y todos los individuos ofrecen exactamente el valor correcto, la estrategia es inestable. Si dos individuos licitan de acuerdo a esta estrategia de una oferta máxima, cederán exactamente en el mismo instante y ninguno obtendrá el recurso. Sería entonces más conveniente para un individuo ceder al comienzo y no perder el tiempo en las contiendas. La diferencia importante entre una guerra de desgaste y una subasta verdadera es, después de todo, que en una guerra de desgaste *ambos* competidores pagan el precio, pero sólo uno de ellos obtiene la mercancía. En una población de licitadores dispuestos a pagar el máximo, por lo tanto, una estrategia de renunciar al principio de la contienda sería ventajosa y se esparciría a través de la población. Como consecuencia de ello, algún beneficio empezaría a acumularse para aquellos individuos que no cedieran inmediatamente, sino que esperasen unos cuantos segundos antes de renunciar. Esta estrategia daría buenos resultados cuando se empleara contra aquellos que se retiraran inmediatamente y que, en ese momento, predominarían en la población. La selección favorecería, entonces, una ampliación progresiva del tiempo límite antes de ceder hasta que, una vez más, se acercara al máximo permitido por el verdadero valor económico del recurso en disputa.

Una vez más, nos hemos dejado llevar por las palabras para presentar un cuadro de oscilación en una población. Una vez más, el análisis matemático nos demuestra que ello no es necesario. Existe una estrategia evolutivamente estable, que puede ser expresada como una fórmula matemática, pero en palabras sólo puede ser expresada así: cada individuo persevera durante un tiempo *impredecible*. Es decir, imposible de predecir en una ocasión particular, pero promediando el verdadero valor del recurso. Por ejemplo, supongamos que el recurso vale realmente cinco minutos de exhibición. En la EEE, cualquier individuo particular puede continuar durante más de cinco minutos o puede limitarse a menos de cinco minutos, o incluso puede elegir exactamente dicho período de tiempo. Lo importante es que su adversario no tiene medios de saber durante cuánto tiempo está dispuesto a persistir en este caso concreto.

Obviamente, en este tipo de guerra de desgaste es de vital importancia que los individuos no den indicio alguno de cuándo van a ceder. Cualquiera que traicione, aunque sea por mover los bigotes, que está empezando a pensar en darse por vencido se encontrará, instantáneamente, en desventaja. Si, por ejemplo, el hecho de mover los bigotes fuese un signo fiable de que la retirada se producirá en el plazo de un minuto, habría una estrategia muy simple para obtener la victoria: «Si tu adversario mueve sus bigotes espera un minuto sin tomar en consideración tus propios planes en cuanto a cuándo debes ceder. Si tu adversario aún no lo ha hecho y tú te encuentras a un minuto del plazo que te has fijado, cede inmediatamente y no pierdas más tiempo. Nunca muevas tus bigotes.» De esta manera, la selección natural penalizaría rápidamente el hecho de mover los bigotes y todos los signos análogos que traicionasen el futuro comportamiento. El rostro impávido o impasible evolucionaría.

¿Por qué el rostro impasible, en vez de mentiras declaradas? Una vez más, porque mentir no es estable. Supongamos que la mayoría de los individuos erizasen sus pelos sólo cuando tuviesen la firme intención de continuar durante un largo período la guerra de desgaste. La obvia contratreta evolucionaría: los individuos cederían inmediatamente cuando un oponente erizara sus pelos. Ahora bien, los mentirosos podrían empezar a evolucionar. Los individuos que realmente no tuviesen intenciones de continuar durante mucho tiempo erizarían sus pelos en todas las ocasiones y cosecharían los beneficios de una victoria rápida y fácil. De esta manera los genes de los mentirosos se esparcirían. Cuando los mentirosos constituyeran la mayoría, la selección favorecería a los individuos que desenmascarasen al farsante. Por lo tanto, los mentirosos decrecerían en número nuevamente. En la guerra de desgaste, el hecho de mentir no es más evolutivamente estable que el decir la verdad. El rostro inmutable es evolutivamente estable. La rendición, cuando finalmente suceda, será repentina e imprevista.

Hasta ahora sólo hemos considerado lo que Maynard Smith denominó contiendas «simétricas». Ello significa que hemos supuesto que los contrincantes son idénticos en todos los aspectos excepto en su estrategia de lucha. Hemos supuesto que los halcones y las palomas son igualmente fuertes, se encuentran igualmente equipados en cuanto a armas y armaduras y que ambos obtendrían un premio igual al ganar. Ésta es una hipótesis conveniente al hacer un modelo, pero no es muy realista. Parker y Maynard Smith avanzaron y consideraron contiendas asimétricas. Por ejemplo, si los individuos varían en tamaño y habilidad de lucha y cada individuo es capaz de estimar el tamaño de un rival en comparación con el propio, ¿afectará ello a la estrategia evolutivamente estable que entonces surja? Ciertamente sí.

Parece haber tres fuentes principales de asimetría. La primera la acabamos de enunciar: los individuos pueden diferir en su tamaño o en su equipo de combate. Segundo, los individuos pueden diferir en cuánto puedan obtener como ganancia de la lucha. Por ejemplo, un macho viejo, al que no le queda mucho tiempo de vida, puede tener menos que perder si resulta herido que un joven macho con el peso de su vida reproductiva por delante.

Tercero, es una extraña consecuencia de la teoría el que una mera asimetría arbitraria y aparentemente irrelevante pueda dar origen a una EEE, ya que puede ser utilizada para arreglar rápidamente las contiendas. Pongamos un ejemplo: se dará a menudo el caso de que un contendiente llegue primero al lugar de la contienda que el otro. Denominémoslos «residente» e «intruso», respectivamente. En bien del razonamiento, asumo que no existe una ventaja general implícita en el hecho de ser un residente o un intruso. Como podremos apreciar, existen razones prácticas de por qué esta hipótesis puede no ser valedera, pero ello no afecta a nuestro argumento. Lo importante es que si no hubiese razones generales para suponer que los residentes poseen ventajas sobre los intrusos, una EEE que dependiese de la asimetría misma tendría posibilidades de evolucionar. Una analogía simple sería la de los seres humanos que solucionan una disputa rápidamente y sin violencia, lanzando al aire una moneda.

La estrategia condicional: «Si eres un residente, ataca; si eres un intruso, retírate», podría ser una EEE. Desde el momento que se asume que la asimetría podría ser

arbitraria, la estrategia contraria: «Si eres residente, retírate y si eres intruso, ataca», podría también ser estable. La estrategia que se adopte en una población determinada dependerá de cuál de las dos alcance una mayoría primero. Una vez que una mayoría de individuos adopta una de estas dos estrategias condicionales, los que se desvíen de ella serán penalizados. Por lo tanto y por definición, es una EEE.

Presentemos un ejemplo: supongamos que todos los individuos representen «el residente gana, el intruso huye». Ello significaría que ganarían la mitad de sus batallas y perderían el resto. Nunca resultarían heridos y nunca perderían el tiempo, ya que todas las disputas quedarían inmediatamente zanjadas por una convención arbitraria. Consideremos ahora a un nuevo mutante rebelde. Supongamos que él juega la estrategia del halcón, siempre atacando y nunca retirándose. Ganará cuando su adversario sea un intruso. Cuando su adversario sea un residente, correrá un grave riesgo de resultar herido. Como promedio obtendrá un resultado menor que los individuos que aceptan las reglas arbitrarias de la EEE. Un rebelde que intente el sistema inverso, «si eres residente huye y si eres intruso ataca», tendrá una actuación aún peor. No sólo resultará dañado con frecuencia, sino que, además, rara vez ganará una contienda. Supongamos, a pesar de ello, que por algunos acontecimientos casuales, aquellos individuos que aplican esta convención inversa logran convertirse en la mayoría. En este caso, su estrategia llegará a ser la norma establecida y las desviaciones de ella serán penalizadas. Es de imaginar que si observásemos una población durante muchas generaciones, veríamos una serie de saltos ocasionales de una forma estable a otra.

Sin embargo, en la vida real, las asimetrías verdaderamente arbitrarias tal vez no existan. Por ejemplo, los residentes tenderán a tener una ventaja práctica sobre los intrusos. Tendrán un mejor conocimiento del terreno. Un intruso quizá tenga más posibilidades de estar sin resuello, ya que es él quien se trasladó al campo de batalla, mientras que el residente ya se encontraba allí cuando él llegó. Existe una razón más abstracta por la cual, de los dos estados estables, el definido como «el residente gana, el intruso se retira» es más probable que se dé en la naturaleza. Ello se debe a que la estrategia inversa, «el intruso gana, el residente se retira», implica una tendencia inherente a la autodestrucción —es lo que Maynard Smith llamaría una estrategia paradójica. En cualquier población en la que prevaleciera esta paradójica EEE, los individuos lucharían permanentemente para nunca ser sorprendidos como residentes: siempre intentarían ser los intrusos en cualquier encuentro. Sólo lo lograrían por un movimiento incesante y, por otra parte, sin sentido. Aparte los costos en tiempo y energía que ello implicaría, esta tendencia evolutiva tendería, como consecuencia de su aplicación, a que la categoría de «residente» cesara de existir. En una población en que reinara el otro estado estable, «el residente gana, el intruso se retira», la selección natural favorecería a los individuos que luchasen por ser residentes. Para cada individuo, ello significaría aferrarse a un determinado pedazo de tierra, abandonarlo lo menos posible y aparecer para «defenderlo». Como hoy es bien sabido, tal comportamiento se observa comúnmente en la naturaleza y se le denomina «defensa territorial».

La demostración más evidente que conozco de esta forma de comportamiento asimétrico fue aportada por el gran etólogo Niko Tinbergen en un experimento de

ingeniosa simplicidad característica.[24] Tenía un estanque para peces que contenía dos peces espinosos machos. Ambos machos habían construido nidos en los extremos opuestos del tanque y cada uno de ellos «defendía» el territorio que rodeaba su propio nido. Tinbergen puso cada uno de los dos machos en grandes tubos de vidrio, sostuvo los dos tubos cerca uno de otro y observó que los dos machos intentaban atacarse a través del vidrio. Ahora viene el resultado interesante. Cuando acercó los dos tubos a las proximidades del nido del pez A, el macho A asumió una posición de ataque y el macho B intentó retirarse. Pero cuando situó ambos tubos dentro del territorio de B, los papeles se cambiaron. Moviendo simplemente los tubos de un extremo del tanque al otro, Tinbergen fue capaz de determinar qué macho debía atacar y cuál retroceder. Ambos machos, evidentemente, representaban la simple estrategia convencional de: «si eres residente, ataca; si eres intruso, retírate».

Los biólogos a menudo se preguntan cuáles son las «ventajas» del comportamiento territorial. Se han planteado numerosas hipótesis, algunas de las cuales serán mencionadas más adelante en el presente libro. Podemos apreciar, desde ya, que la sola interrogante puede ser superflua. La «defensa» territorial puede ser, simplemente, una EEE que surge debido a la asimetría en cuanto al tiempo de llegada que a menudo caracteriza las relaciones entre dos individuos y un pedazo de tierra.

Es de presumir que el tipo más importante de asimetría no arbitraria radique en el tamaño y en la habilidad de lucha. El gran tamaño no constituye siempre y de manera inevitable, la cualidad primordial para ganar las contiendas, pero probablemente sea un requisito importante. Si el contendiente de mayor tamaño gana siempre y si cada individuo sabe con entera seguridad si es más grande o más pequeño que su adversario, sólo una estrategia tendrá sentido: «Si tu adversario te supera en tamaño, huye; provoca peleas con gente más pequeña que tú». Las cosas se complican más si la importancia atribuida al tamaño es menos cierta. Si el tamaño grande confiere sólo una pequeña

---

[24] Una demostración aún más clara que la de Tinbergen del fenómeno de que «los residentes siempre ganan» procede de la investigación de N.B. Davies sobre las mariposas moteadas. La obra de Tinbergen fue realizada antes de inventarse la teoría de la EEE; mi interpretación de la EEE en la primera edición de este libro se realizó con percepción retrospectiva. Davies concibió su estudio de la mariposa a la luz de la teoría de la EEE. Observó que algunas mariposas macho de Wytham Wood, cerca de Oxford, defendían zonas de luz solar. Las hembras eran atraídas a las zonas de sol, con lo que éstas se convertían en un recurso valioso, algo por lo que valía la pena luchar. Como había más machos que zonas de sol, las mariposas restantes esperaban su oportunidad en una plataforma de hojas. Capturando machos y liberándolos uno detrás de otro, Davies mostró que cualquiera de los dos ejemplares que llegaba primero a una zona de sol era considerado por ambos como su «dueño». El segundo macho que llegaba a continuación a dicha zona de sol era considerado como «intruso». El intruso, sin excepción, admitía siempre su derrota, dejando el control al dueño. En un último *coup de grace* del experimento, Davies consiguió «engañar» a ambas mariposas, induciéndolas a «pensar» que una era dueña y la otra la intrusa. Sólo en estas condiciones se producía una lucha realmente seria y prolongada. Dicho sea de paso, en todos estos casos en los que, por razones de simplicidad, he hablado como si hubiese un par de mariposas, en realidad había, por supuesto, una muestra estadística de parejas.

ventaja, la estrategia que he mencionado es aún estable. Pero si el riesgo de resultar lesionado es serio, puede haber una segunda «estrategia paradójica». A saber: «Busca peleas con individuos que te superen en tamaño y huye de aquellos que sean más pequeños que tú.» Su sentido paradójico es obvio. Parece ser del todo contrario al sentido común. La razón por la cual puede ser estable es la siguiente: en una población compuesta en su totalidad por estrategas paradójicos, nadie resulta nunca lastimado. Ello se debe a que en cada enfrentamiento uno de los participantes, el más grande, siempre huye. Un mutante de tamaño mediano que empleara la estrategia «razonable» de escoger adversarios más pequeños se vería envuelto en una grave lucha escalonada con la mitad de la población que encontrara. La razón de ello es la siguiente: si se enfrenta a alguien más pequeño que él, lo atacará; el individuo más pequeño responderá al ataque de manera feroz, ya que está empleando una estrategia paradójica; aun cuando el estratega razonable tiene más posibilidades de ganar que el paradójico, corre, no obstante, el riesgo sustancial de perder o de resultar seriamente herido. Desde el momento en que la mitad de la población actúa en sentido paradójico, un estratega razonable tiene mayores probabilidades de resultar herido que cualquier estratega paradójico.

Aun cuando una estrategia paradójica puede ser estable, probablemente su interés sea sólo académico. Los combatientes paradójicos tendrán un resultado promedio más elevado únicamente en el caso de que sobrepasen, en gran medida, el número de los razonables. En primer lugar, es difícil imaginar cómo este estado podría surgir alguna vez. Aun si así fuese, la relación entre los razonables y los paradójicos en una población, necesitaría tan sólo desviarse en una pequeña medida hacia el lado de los razonables para alcanzar la «zona de atracción» de la otra EEE, es decir la de los razonables. La zona de atracción es la relación proporcional de la población en la cual, en el presente caso, los estrategas razonables poseen una ventaja: una vez que la población alcanza dicha zona, será absorbida, inevitablemente, hacia el punto estable razonable. Sería emocionante descubrir, en la naturaleza, una EEE paradójica, pero dudo que realmente podamos esperar encontrarla. (Me adelanté demasiado al hacer esta última observación. Después de haber escrito esta última frase, el profesor Maynard Smith llamó mi atención hacia la siguiente descripción del comportamiento de la araña gregaria *Oecobius civitas,* hecha por J. W. Burgess: «Si una araña es perturbada y obligada a abandonar su refugio, se mueve rápidamente por la roca y si no encuentra una grieta en la cual esconderse, suele buscar refugio en el escondrijo de otra araña de la misma especie. Si la otra araña se encuentra en su residencia cuando entra la intrusa, no la ataca sino que sale rápidamente y busca un nuevo refugio para ella. Por lo tanto, una vez que la primera araña es molestada, el proceso de desplazamientos consecutivos de una telaraña a otra puede prolongarse durante varios segundos, y a menudo provoca que la mayoría de las arañas que forman el conjunto se cambien de sus propios refugios a otros extraños» [Las arañas gregarias, *Scientific American,* marzo 1976]. Este comportamiento es paradójico en el sentido apuntado anteriormente.)[25]

---

[25] Otro incidente que puede representar una EEE paradójica quedó registrado en una carta de un tal James Dawson a *The Times* (Londres, 7 de diciembre de 1977): «Desde hace

algunos años vengo advirtiendo que una gaviota que utiliza el mástil de una bandera como plataforma, invariablemente deja espacio a otra gaviota que desee subirse al mástil, independientemente del tamaño de ambos pájaros.»

El más satisfactorio ejemplo de estrategia paradójica que conozco es el de los cerdos encerrados en una caja de Skinner. La estrategia es estable en el mismo sentido en que lo es una EEE, pero puede denominarse mejor una EED («estrategia estable desde el punto de vista del desarrollo»), porque surge durante la vida del animal y no en el curso de la evolución. Una caja de Skinner es un aparato en el que un animal aprende a alimentarse presionando una palanca, tras lo cual le llega automáticamente alimento por una rampa. Los psicólogos experimentales acostumbran a poner pichones, o ratones, en pequeñas cajas de Skinner, donde pronto aprenden a presionar pequeñas palancas para obtener alimento. Los cerdos pueden aprender lo mismo en una caja de Skinner escalada con una tosca palanca manejada con el morro (vi una película de investigación sobre esto, hace muchos años, y recuerdo por poco me muero de risa). B.A. Baldwin y G.B. Messe entrenaron a cerdos en una caja de Skinner, pero en este caso la historia tomó un giro adicional. La palanca morro se encontraba en un extremo de la estancia; el dispensador de comida, en el otro. El cerdo tenía que apretar la palanca, correr hasta el otro extremo para conseguir el alimento, volver luego a la palanca, etc. Esto suena muy bien, pero Baldwin y Méese pusieron *parejas* de cerdos en el aparato. En estas circunstancias, empezaba a ser posible la explotación de un cerdo por otro. El cerdo «esclavo» iba de un lado a otro presionando la palanca. El cerdo «amo» se sentaba junto a la rampa y se comía el alimento cuando caía. De este modo, las parejas de cerdos establecían una pauta estable «amo/esclavo», en la que uno trabajaba y corría y el otro daba cuenta de la mayor parte del alimento. Ahora viene la paradoja. Las etiquetas «amo» y «esclavo» designaban posiciones cambiantes. Toda vez que una pareja de cerdos establecía una pauta estable, el cerdo que terminaba desempeñado el papel de «amo» o «explotador» era el mismo que en todos los demás sentidos, ocupaba una posición subordinada. El llamado cerdo «esclavo», el que hacía todo el trabajo, era el habitualmente dominante. Cualquiera que conociese a la cerdos habría predicho que, por el contrario, el cerdo dominante sería el amo, el que daba cuenta de la mayor parte de la comida: el cerdo subordinado sería el cerdo trabajador y esclavo, que apenas cogía un bocado. ¿Cómo puede darse esta paradójica inversión? En cuanto se empieza a pensar en términos de estrategias estables resulta fácil de comprender.

Todo lo que hay que hacer es trasladar la idea desde el marco del tiempo evolutivo al de tiempo de desarrollo, escala temporal en la que se desarrolla una relación entre dos individuos. La estrategia «Si eres dominante, siéntate junto a la rampa de alimento; si eres subordinado, presiona la palanca» parece buena, pero no sería estable. El cerdo subordinado, que ha presionado la palanca, empezaría a correr, para encontrarse con el cerdo dominante, firmemente asentado junto a la rampa e inamovible. El cerdo subordinado dejaría pronto de presionar la palanca, pues nunca se vería recompensado por su hábito. Pero consideremos ahora la estrategia inversa: «Si eres dominante, aprieta la palanca; si eres subordinado, siéntate junto a la rampa». Ésta sería estable, incluso aunque su resultado paradójico sea que el cerdo subordinado obtenga la mayor parte del alimento. Todo lo que se necesita es que quede *algo* de alimento para el cerdo dominante cuando abandona el extremo opuesto del establo. Al llegar, no tiene dificultad alguna en desplazar de la rampa al cerdo subordinado. Mientras quede algo de comida para recompensarle, persistirá su hábito de apretar la palanca, alimentando inadvertidamente al cerdo subordinado. Y también se ve recompensado el hábito del cerdo subordinado de tumbarse,

¿Qué pasaría si los individuos conservaran algunos recuerdos de pasadas luchas? Ello depende de si la memoria es específica o general. Los grillos poseen una memoria general de lo que sucedió en luchas pasadas. Un grillo que recientemente haya ganado un considerable número de peleas se torna más partidario de ellas. Un grillo que ha sufrido una reciente serie de derrotas se torna más pacífico. El comportamiento del primero se asemeja más al del halcón, y el del segundo, más al de la paloma. Ello quedó claramente demostrado por R. D. Alexander. Utilizó un modelo de grillo para derrotar a los verdaderos grillos. Después de sufrir dicho tratamiento, los verdaderos grillos quedaban más expuestos a perder las batallas contra otros grillos reales. Se puede pensar que cada grillo pone al día, constantemente, su propia estimación en cuanto a su habilidad de lucha, relativa a la de un individuo promedio de su población. Si los animales, tales como los grillos, que trabajan con una memoria general de pasadas luchas se mantienen juntos en un grupo cerrado durante algún tiempo, es probable que se desarrolle un tipo de jerarquía dominante.[26] Un observador puede clasificar a los individuos en orden. Los individuos que se encuentran en un orden más bajo tienden a ceder ante aquellos que se encuentran en un orden superior. No es necesario suponer que los individuos se reconozcan unos a otros. Lo que sucede es que los individuos que están acostumbrados a ganar tienden a tener aún más posibilidades de ganar, mientras que aquellos individuos que están acostumbrados a perder se tornan cada vez más propicios a perder. Aun si el individuo empezó por ganar o perder totalmente al azar, tenderá a clasificarse en un orden jerárquico. Ello tiene, en fin, el efecto de que el número de luchas serias que se provoquen en el grupo disminuya gradualmente.

Debo emplear la frase «tipo de jerarquía dominante», pues mucha gente emplea el término jerarquía dominante para aquellos casos en que el reconocimiento individual va involucrado. En estos casos el recuerdo de las luchas pasadas es más bien específico que general. Los grillos no se reconocen unos a otros como individuos, inversamente a lo que sucede con las gallinas y los monos. Si se trata de un mono, otro mono que lo haya derrotado en el pasado, es probable que lo derrote nuevamente en el futuro. La mejor estrategia a adoptar para un individuo es ser relativamente pasivo hacia un individuo que lo ha derrotado previamente. Si unas cuantas gallinas que nunca se habían visto unas a

---

ocioso, ante la rampa. De este modo, la estrategia global «Si eres dominante compórtate como “esclavo”, y si eres subordinado compórtate como “amo”» resulta recompensada y, por lo tanto, estable.

[26] Ted Burk, que en aquel tiempo preparaba su licenciatura, halló muestras de este tipo de jerarquía de pseudo-dominio en los grillos. También mostró que un grillo macho tiene más probabilidades de cortejar a la hembra si recientemente ha ganado una pelea contra otro macho. Esto se llamaría «efecto duque de Marlborough», a tenor de la siguiente anotación en el diario de la primera duquesa de Marlborough: «Su Alteza volvió hoy de las guerras y me complugo dos veces con sus botines». El siguiente trabajo del *New Sáentis* sobre los cambios de nivel de la hormona masculina testosterona podría sugerir un nombre alternativo: «El nivel se duplicaba en los jugadores de tenis durante las 24 horas antes de un gran partido. Posteriormente, el nivel del ganador se mantenía, pero disminuía en el perdedor».

otras se ponen juntas, normalmente se producen bastantes peleas. Luego de transcurrido algún tiempo, éstas cesan. Aunque no por la misma razón que lo que sucede con los grillos. En el caso de las gallinas, se debe a que cada individuo «aprende su lugar» en relación a los demás individuos. Hecho que es, sea dicho de paso, beneficioso para el grupo considerado en su conjunto. Como un indicador de esta última aseveración, se ha notado que en los grupos establecidos de gallinas, donde las peleas feroces son infrecuentes, la producción de huevos es más alta que en los grupos de gallinas cuyos miembros son cambiados continuamente y donde, por lo tanto, las luchas ocurren con mayor frecuencia.

Los biólogos hablan, a menudo, de la ventaja biológica o «función» de las jerarquías dominantes que estarían destinadas a reducir la agresión abierta en el grupo. Sin embargo, ésta es una manera errónea de expresarlo. Una jerarquía dominante *per se* no puede decirse que tenga una «función» en el sentido evolutivo, ya que es una propiedad de un grupo, no de un individuo. Los patrones de comportamiento individual que se manifiestan a sí mismos en la forma de jerarquías dominantes cuando son considerados a nivel de grupo, podrá decirse que posean funciones. Es mejor, no obstante, abandonar totalmente la palabra «función», y pensar en términos de EEE en las contiendas asimétricas cuando existe reconocimiento individual y memoria.

Hemos estado aludiendo a contiendas entre miembros de la misma especie. ¿Qué sucede con las contiendas entre miembros de especies distintas? Como vimos anteriormente, los miembros de especies diferentes son competidores menos directos que los miembros de la misma especie. Por esta misma razón debemos esperar un menor número de disputas entre ellos por los recursos, y nuestras expectativas se ven confirmadas. Por ejemplo, los petirrojos defienden su territorio contra otros petirrojos, pero no contra los grandes paros. Se podría dibujar un mapa de los territorios, señalando los lugares donde se encuentran los diferentes petirrojos individuales en un bosque, y se podría superponer un mapa que señalase los territorios de los grandes paros. Ambos territorios se traslapan de una forma totalmente indiscriminada. Bien podría tratarse de mapas de diferentes planetas.

Pero existen otras formas en que los intereses de los individuos de distintas especies afrontan muy agudos conflictos. Por ejemplo, un león desea comer el cuerpo de un antílope, pero el antílope tiene diferentes planes respecto a su cuerpo. Ello no se considera, normalmente, como una contienda por un recurso, pero, desde un punto de vista lógico, es difícil comprender por qué no se puede considerar así. El recurso en cuestión es la carne. Los genes del león «quieren» la carne como alimento para su máquina de supervivencia. Los genes del antílope quieren la carne como músculos trabajadores y órganos para su máquina de supervivencia. Estos dos usos que se le puede dar a la carne son mutuamente incompatibles; por lo tanto, hay conflicto de intereses.

Los miembros de la propia especie también están hechos de carne. ¿A qué se debe que el canibalismo se dé sólo raras veces? Como vimos en el caso de las gaviotas de cabeza negra, los adultos comen en ocasiones a los jóvenes de su propia especie. Sin embargo, nunca se puede observar a carnívoros adultos persiguiendo activamente a otros adultos de su propia especie con miras a comérselos. ¿Por qué ello no sucede? Estamos,

aún, tan acostumbrados a pensar en términos del «bien de las especies» al considerar la evolución, que a menudo nos olvidamos de formular preguntas perfectamente razonables tales como: ¿Por qué los leones no cazan a otros leones? «Otra pregunta de un tipo que rara vez se hace es la siguiente»: ¿Por qué los antílopes huyen de los leones en vez de responder al ataque?

La razón por la cual los leones no cazan leones es que de tal comportamiento no resultaría una buena EEE. Una estrategia de tipo caníbal sería inestable por la misma razón que la estrategia del halcón lo era en nuestro anterior ejemplo. Existe un gran peligro de represalia, hecho que tiene menores posibilidades de suceder en contiendas entre miembros de diferentes especies, y a ello se debe que muchos animales de presa huyan en vez de responder al ataque. Su origen, probablemente, se deba a que en la acción recíproca de dos animales de diferentes especies existe una asimetría inherente mayor que entre los miembros de una misma especie. Siempre que se dé una marcada asimetría en una contienda, las EEE tienden a ser estrategias condicionales dependientes de dicha asimetría. Tipos de estrategias análogas a: «si eres más pequeño, huye; si eres más grande, ataca» tienen muchas posibilidades de evolucionar en contiendas entre miembros de especies diferentes, ya que son tantas las asimetrías que se pueden presentar entre las diversas especies. Los leones y los antílopes han alcanzado un tipo de estabilidad por divergencia evolutiva, lo que ha contribuido a acentuar, cada vez más, la asimetría original de la contienda. Tanto los leones como los antílopes se han vuelto altamente eficientes en el arte de cazar y huir, respectivamente. Un antílope mutante que adoptara una estrategia de «detente y lucha» contra los leones, tendría menos éxito que los antílopes rivales que desaparecen en el horizonte.

Tengo el presentimiento de que podrá llegar el momento en que consideremos la invención del concepto de la estrategia evolutivamente estable como uno de los avances más importantes en la teoría evolutiva desde Darwin.[27] Es aplicable siempre que encontremos un conflicto de intereses, y ello quiere decir casi en todas partes. Los

---

[27] Esta frase resulta un poco exagerada. Probablemente estaba reaccionando en exceso al por entonces dominante abandono de la idea de EEE en la literatura biológica contemporánea, especialmente en Norteamérica. El término no aparece en ninguna parte de la impresionante *Sociobiología* de Wilson, por ejemplo. Hoy día ya no se ve tan descuidada la idea, por lo que puedo adoptar una actitud más prudente y menos evangélica. En realidad, hoy no *hay que utilizar* el lenguaje de la EEE, pero sí hay que pensar con claridad. Pero pensar con claridad constituye una gran ayuda, sobre todo en aquellos casos —en la práctica, la mayoría— en que no se dispone de un conocimiento genético detallado. A veces se dice que los modelos de EEE suponen que la reproducción es asexual, pero esta afirmación es errónea en cuanto significa una asunción positiva de la reproducción asexual frente a la sexual. Lo cierto es. más bien, que los modelos de EEE no tienen que comprometerse sobre los detalles del sistema genético. En su lugar suponen que, en cierto sentido vago, lo igual produce lo igual. Esta suposición es adecuada en muchos casos. De hecho su vaguedad puede ser beneficiosa, pues centra la atención en lo esencial y la aleja de detalles, como el de dominio genético, que suelen desconocerse en los casos concretos. El pensamiento de la EEE es útil en su función negativa; nos ayuda a evitar errores teóricos que, de otro modo, podrían resultar tentadores.

estudiosos del comportamiento animal han adquirido el hábito de hablar de algo denominado «organización social». Demasiado a menudo la organización social de una especie es tratada como una entidad por derecho propio, con su propia «ventaja» biológica. Un ejemplo que ya he presentado es el de la «jerarquía dominante». Pienso que es posible discernir las hipótesis ocultas de los partidarios de la selección de grupos, tras un número considerable de declaraciones hechas por los biólogos respecto a la organización social. El concepto de Maynard Smith sobre la EEE nos permitirá, por primera vez, apreciar claramente cómo un grupo de entidades independientes y egoístas puede parecerse a un todo organizado. Pienso que esta aseveración será valedera no sólo para las organizaciones sociales dentro de las especies, sino también para los «ecosistemas» y «comunidades» de diversas especies. Espero que, a largo plazo, el concepto de las estrategias evolutivamente estables revolucione la ciencia de la ecología.

Podemos aplicarlo, también, a un asunto que quedó pendiente en el capítulo III, y que surgió de la analogía de los remeros en un bote (en representación de los genes en un cuerpo) que precisaba de un buen espíritu de equipo. Los genes son seleccionados, no por ser «buenos» al encontrarse aislados, sino como buenos en oposición a los antecedentes que poseen los demás genes en el acervo génico. Un buen gen debe ser compatible y complementario respecto de los otros genes con los cuales habrá de compartir una larga sucesión de cuerpos. Un gen para dientes trituradores de plantas es un buen gen en el acervo génico de las especies herbívoras, pero un mal gen en el de las especies carnívoras.

Es posible imaginar una combinación compatible de genes en la que éstos hayan sido seleccionados juntos *como una unidad*. En el caso del mimetismo de las mariposas, ejemplo que dimos en el capítulo III, esto parece ser exactamente lo sucedido. Pero el poder del concepto de la EEE radica en que nos permite apreciar cómo el mismo tipo de resultado podría haberse obtenido por la selección solamente al nivel de gen independiente. Los genes no tienen por qué estar unidos en el mismo cromosoma.

En realidad, la analogía de los remeros no es suficiente para explicar esta idea. Lo más que nos podemos aproximar a ello es de la siguiente manera: supongamos que es importante en una tripulación realmente eficaz, que los remeros coordinen sus actividades por medio del lenguaje. Llevemos más allá nuestra suposición y pensemos que en la agrupación de remeros a disposición del entrenador, algunos hablan exclusivamente inglés y otros sólo alemán. Los ingleses no son mejores ni peores remeros que los alemanes. Debido a la importancia de la comunicación, una tripulación mixta tenderá a ganar menos carreras que una formada exclusivamente por ingleses o una integrada sólo por alemanes.

El entrenador no se da cuenta de ello. Se limita a barajar a sus hombres, para clasificar mejor a los individuos que ocupan los botes ganadores y poner una puntuación menor a los de los botes perdedores. Ahora bien, si sucede que la agrupación de remeros de la cual dispone está dominada por ingleses, los alemanes que se mezclen en la tripulación probablemente sean la causa de que pierdan la carrera, ya que la comunicación se ve afectada. A la inversa, si en la agrupación predominan los remeros alemanes, un inglés tenderá a ser la causa de que el bote en que se encuentre, pierda. La

mejor tripulación que surja de todo el conjunto corresponderá a uno de los dos estados estables: integrada sólo por ingleses o exclusivamente por alemanes, pero no mixta. Parecería, superficialmente, que el entrenador estuviese seleccionando grupos de idioma común *como unidades.* No es eso lo que está haciendo. Está seleccionando a remeros individuales por su aparente habilidad en ganar carreras. Sucede que la tendencia de un individuo a ganar carreras depende de los otros individuos que se encuentran presentes en el conjunto de candidatos. Los candidatos que se encuentran en minoría son automáticamente penalizados, no porque sean malos remeros sino simplemente porque forman una minoría entre los candidatos. De manera similar, el hecho de que los genes sean seleccionados por compatibilidad mutua no significa, necesariamente, que *debamos* pensar en grupos de genes que han sido seleccionados como unidades, como en el caso de las mariposas. La selección al nivel inferior de gen único puede dar la impresión de una selección a algún nivel más alto.

En el ejemplo que acabamos de exponer, la selección favorece la simple avenencia. Lo que es más interesante, los genes pueden ser seleccionados porque se complementan unos a otros. En términos de la analogía, supongamos que una tripulación idealmente equilibrada consiste en cuatro diestros y cuatro zurdos. Supongamos también que el entrenador, desconocedor de este hecho, selecciona a ciegas, simplemente por el «mérito». Entonces, si el grupo de candidatos está dominado por los diestros, cualquier individuo zurdo tenderá a estar en ventaja: es probable que sea la causa de que cualquier bote en que se encuentre tienda a ganar y, por lo tanto, aparecerá como un buen remero. Inversamente, en un grupo dominado por los zurdos, un remero que emplee su mano derecha tendrá ventaja. Esta situación es similar a la del halcón que obtiene un buen resultado en una población de palomas y la de una paloma que se desempeña bien en una población de halcones. La diferencia radica en que en el último caso estábamos hablando de interacciones entre cuerpos individuales —máquinas egoístas—, mientras que ahora estamos refiriéndonos, por analogía, a las interacciones entre los genes dentro de los cuerpos.

La selección, a ciegas, por parte del entrenador de los «buenos» remeros llevará, al fin, a una tripulación ideal formada por cuatro zurdos y cuatro diestros. Parecerá como si él hubiese seleccionado al conjunto como una unidad completa y equilibrada. Pienso que es más estricto considerar que ha seleccionado a un nivel inferior, el nivel de los candidatos individuales e independientes. El estado evolutivo estable («estrategia» es un término que puede inducir a error en este contexto) de cuatro zurdos y cuatro diestros surgirá, simplemente, como una consecuencia de la selección, a bajo nivel, sobre la base del mérito aparente.

El acervo génico es el medio ambiente, considerado a largo plazo, del gen. Los genes «buenos» son seleccionados a ciegas como aquellos que sobreviven en el acervo génico. Ésta no es una teoría; ni siquiera es un hecho observado: es una tautología. El problema interesante es saber qué hace a un gen bueno. Como una primera aproximación al tema dije que lo que hacía que un gen fuese bueno es la habilidad para construir eficientes máquinas de supervivencia, es decir, cuerpos. Debemos ahora corregir tal aseveración. El acervo génico se tornará un *conjunto evolutivamente estable* de genes, es

decir, un acervo que no puede ser invadido por nuevos genes. La mayoría de los nuevos genes que surjan, ya sea por mutación o reagrupación o inmigración, serán rápidamente penalizados por la selección natural. Ocasionalmente, un nuevo gen tiene éxito al invadir el conjunto: logra extenderse en el acervo génico. Hay un período de inestabilidad transitoria que culmina con un nuevo conjunto evolutivamente estable. Ha ocurrido una pequeña evolución. Por analogía con las estrategias de agresión, una población podría tener más de un punto estable alternativo y podría, ocasionalmente, variar de uno a otro. La evolución progresiva podría considerarse no ya como una ascensión constante sino más bien como una serie de pasos discontinuos desde una planicie estable a otra planicie estable.[28] Podría dar la impresión de que la población, en su conjunto, se estuviera comportando como una única unidad autorreguladora. Pero esta ilusión es provocada por la selección en su etapa de nivel individual. Los genes son seleccionados de acuerdo a sus «méritos». Pero el mérito es juzgado sobre la base de los logros obtenidos frente al conjunto evolutivamente estable de genes que forman el acervo génico existente.

Maynard Smith, al concentrar su atención en las interacciones agresivas entre los individuos completos, pudo aclarar muy bien las cosas. Es fácil pensar en relaciones estables de cuerpos de halcones y cuerpos de palomas, debido a que los cuerpos son elementos grandes que podemos ver. Pero tales interacciones entre genes situados en cuerpos *diferentes* constituyen tan sólo la apariencia del problema. La amplia mayoría de interacciones significativas entre los genes en el conjunto evolutivamente estable —el acervo génico— tienen lugar *dentro* de los cuerpos individuales. Estas interacciones son difíciles de ver, ya que suceden dentro de las células, especialmente en las células de los embriones en desarrollo. Los cuerpos bien integrados existen porque son el producto de un conjunto evolutivamente estable de genes egoístas.

Pero debo retornar al nivel de las interacciones entre animales, que es el tema principal del presente libro. Con el fin de comprender la agresión fue conveniente tratar a los animales individuales como máquinas independientes y egoístas. Este modelo deja de ser valedero cuando los individuos implicados son parientes cercanos —hermanos y hermanas, primos, padres e hijos—. Ello se debe a que los parientes comparten una proporción sustancial de sus genes. Cada gen egoísta, por lo tanto, tiene sus lealtades divididas entre distintos cuerpos; tema que abordaremos en el próximo capítulo.

---

[28] Este párrafo constituye un buen resumen de una forma de expresar la hoy bien conocida teoría del equilibrio paulatino. Me avergüenza decir que, cuando escribí mi conjetura, desconocía por completo esa teoría, como muchos biólogos ingleses de la época, aunque había sido publicada tres años antes. Desde entonces me he vuelto, por ejemplo en *El relojero ciego,* un tanto petulante —quizás demasiado— sobre la forma en que se ha exagerado la importancia de la teoría del equilibrio paulatino. Si con ello he herido los sentimientos de alguien, lo lamento. Quizá le resulte grato comprobar que, al menos en 1976, mi forma de pensar era acertada.

VI. GEN Y PARENTESCO

¿Qué es el gen egoísta? No es sólo una simple porción física de ADN. Al igual que en el caldo primario, es *todas las réplicas* de una porción particular de ADN, distribuidas por todo el mundo. Si nos permitimos la licencia de hablar de los genes como si tuviesen propósitos conscientes, asegurándonos siempre de que será factible traducir nuestro impreciso lenguaje a términos respetables si así lo deseamos, podemos formular la pregunta: ¿qué está tratando de hacer un gen egoísta? Está tratando de hacerse más numeroso en el acervo génico. Lo logra, básicamente, ayudando a programar los cuerpos en que se encuentra para sobrevivir y reproducirse. Ahora estamos subrayando que el gen es una agencia distribuidora que existe en muchos individuos distintos al mismo tiempo. El punto clave del presente capítulo es que el gen sería capaz de ayudar a las *réplicas* de sí mismo que están situadas en otros cuerpos. Si así fuese, podría parecer como un acto de altruismo individual, pero sería originado por el egoísmo del gen.

Consideremos el gen para que un hombre sea albino. En realidad, existen varios genes que puede dar origen al albinismo, pero estoy hablando de uno solo de ellos. Es recesivo; eso quiere decir que debe estar presente en dosis doble para que una persona sea albina. Ello es cierto en la proporción de 1 entre 20 000 de nosotros. Pero también está presente en dosis simple, aproximadamente en 1 entre 70 de nosotros, y estos individuos no son albinos. Desde el momento en que se encuentra distribuido en muchos individuos, un gen, tal como el gen del albino, podría, en teoría, ayudar a su propia supervivencia en el acervo génico programando sus cuerpos para que se comporten altruísticamente hacia otros cuerpos albinos, ya que se sabe que ellos contienen el mismo gen. El gen de los albinos debería sentirse bastante feliz si alguno de los cuerpos en que él habita, muere, siempre que su muerte beneficie a otros cuerpos que contienen el mismo gen para que sigan sobreviviendo. Si el gen de los albinos pudiera hacer que uno de sus cuerpos salvase la vida de diez albinos, entonces la muerte del altruista sería ampliamente compensada por el incrementado número de genes para albinos en el acervo génico.

¿Debemos, entonces, esperar que los albinos sean especialmente agradables unos respecto a los otros? En verdad, la respuesta probablemente sea que no. Con el fin de comprender por qué es así debemos abandonar por el momento nuestra metáfora del gen como un agente consciente, pues este contexto se torna totalmente engañoso. Hemos de volver a un lenguaje más respetable, aunque de términos algo más pedantes. Los genes de los albinos en realidad no «desean» sobrevivir o ayudar a otros genes de albinos. Pero si el gen de los albinos indujera, por casualidad, a sus cuerpos a que se comportasen de manera altruista hacia otros albinos, de buen o mal grado, como resultado de ello, tendería a hacerse más numeroso en el acervo génico. Pero para que esto sucediera, el gen tendría que ejercer dos efectos independientes en los cuerpos. No sólo debería provocar su efecto usual de una tez muy pálida sino también otorgar una tendencia a

actuar con un altruismo selectivo con aquellos individuos que poseyesen una tez muy pálida. Tal gen de doble efecto, si existiese, podría tener mucho éxito en la población.

Es cierto que los genes provocan múltiples efectos, según subrayé en el capítulo III. Teóricamente es posible que pueda surgir un gen que confiera una «etiqueta» externamente visible, por ejemplo, una tez pálida o una barba verde o cualquier otro efecto llamativo, y también una tendencia a mostrarse especialmente agradable con los portadores de esa llamativa etiqueta. Es posible, pero no particularmente probable. La barba verde tiene tantas posibilidades de estar vinculada a una tendencia a que le crezcan al individuo las uñas de los pies hacia adentro como a cualquier otro rasgo, y el agrado que se puede sentir por una barba verde puede estar igualmente asociado a una incapacidad para oler fresas. No es muy probable que un gen produzca la etiqueta correcta y el adecuado tipo de altruismo. No obstante, lo que podría ser llamado Efecto Altruista de la Barba Verde es, teóricamente, posible.

Una etiqueta arbitraria como una barba verde es sólo una manera por la cual un gen podría «reconocer» las copias de sí mismo en otros individuos. ¿Existen otras maneras? Una forma posible, particularmente directa, es la siguiente: el poseedor de un gen altruista puede ser reconocido simplemente por el hecho de que realiza actos altruistas. Un gen podría prosperar en el acervo génico si «dijera» el equivalente de: «Cuerpo, si *A* se está ahogando como resultado de tratar de salvar a otro de ahogarse, salta y rescata a *A*.» La razón por la cual tal gen podría prosperar estriba en que existe una probabilidad mayor de lo común de que *A* contenga el mismo gen altruista que lo induce a salvar una vida. El hecho de que a *A* se le vea intentando rescatar a alguien constituye una etiqueta, equivalente a una barba verde. Es menos arbitraria que una barba verde, pero aún parece algo bastante improbable. ¿Existen maneras plausibles por las cuales los genes puedan «reconocer» a sus copias en otros individuos?

La respuesta es afirmativa. Es fácil demostrar que los *parientes cercanos* —familiares— tienen una probabilidad mayor que la común de compartir los genes. Desde hace bastante tiempo ha quedado claro que ésta debe ser la causa de por qué es tan común el altruismo de los padres hacia sus hijos. R. A. Fisher, J. B. S. Haldane y, especialmente, W. D. Hamilton se percataron que el mismo postulado es aplicable a otros parientes cercanos tales como hermanos y hermanas, sobrinos y sobrinas, primos cercanos. Si muere un individuo con el fin de salvar a diez familiares, se perderá una copia del gen que determina el altruismo hacia los parientes, pero un mayor número de copias del mismo gen se habrá salvado.

«Un mayor número» es una apreciación algo vaga. También lo es «parientes cercanos». Podemos precisar más, según lo demostró Hamilton. Sus dos ponencias de 1964 se encuentran entre las aportaciones más importantes a la etología social hasta ahora conocidas, y nunca he sido capaz de comprender la causa de que hayan sido tan desatendidas por parte de los etólogos (su nombre ni siquiera aparece en el índice de dos importantes libros de texto de esta materia, ambos publicados en 1970).[29]

---

[29] Las ponencias de Hamilton de 1964 han dejado de estar desatendidas. La historia de su anterior marginación y posterior reconocimiento constituye por derecho propio un

Afortunadamente, han aparecido signos recientes de un renovado interés por sus ideas. Las ponencias de Hamilton son más bien matemáticas, pero es fácil aprehender los principios básicos de forma intuitiva, sin recurrir a unas matemáticas rigurosas, si bien es cierto que a costa de una simplificación algo exagerada. Lo que nosotros deseamos calcular es la probabilidad o posibilidades que tienen dos individuos, supongamos dos hermanas, de compartir un determinado gen.

Con el fin de simplificar, asumiré que nos estamos refiriendo a genes que son escasos en el acervo génico considerado en su conjunto.[30] La mayoría de las gentes comparten el «gen para no ser un albino», estén o no emparentadas entre sí. La razón de por qué este gen es tan común se debe a que, en la naturaleza, los albinos tienen menos posibilidades de sobrevivir que los no albinos debido a que, por ejemplo, el sol los

---

interesante estudio cuantitativo, el estudio de un caso de incorporación de un «meme» en el mismo acervo. En las notas al capítulo 11 rastreo la evolución del tema.

[30] El recurso de suponer que estamos hablando de un gen raro en el conjunto de la población tiene algo de truco, para facilitar la explicación de la medida de la relación. Uno de los principales logros de Hamilton fue mostrar que su conclusión se sigue *independientemente* de que el gen en cuestión sea raro o común. Éste es un aspecto de la teoría que suele ser difícil de comprender.

El problema de medir la relación es confuso para muchos de nosotros por lo siguiente. Dos miembros cualesquiera de una especie, pertenezcan o no a la misma familia, suelen compartir más del 90% de sus genes. ¿De qué estamos, pues, hablando cuando decimos que la relación entre hermanos es de 1/2 o la relación entre primos de 1/8? La respuesta es que los hermanos comparten 1/2 de sus genes por *encima* del 90% (o lo que sea) que en cualquier caso comparten todos los individuos. Hay una especie de relación de base compartida por todos los miembros de una especie; de hecho, en menor medida, la comparten los miembros de otras especies. Se espera el altruismo hacia los individuos cuya relación es mayor que la relación de base, sea ésta cual sea.

En la primera edición, rehuí el problema utilizando el truco de hablar de genes raros. Esto es correcto, pero no significa gran cosa. El propio Hamilton escribió que los genes eran «idénticos por descendencia», pero esto plantea sus propias dificultades, como ha mostrado Alan Grafen. Otros autores no reconocieron siquiera el problema, y hablaron simplemente de porcentajes absolutos de genes compartidos, lo que constituye un craso error. Esta descuidada forma de hablar dio lugar a graves equívocos. Por ejemplo, en el curso de un amargo ataque a la «sociobiología» publicado en 1978, un distinguido antropólogo intentó argüir que si consideramos seriamente la selección de parentesco habría que esperar que todos los seres humanos fuésemos altruistas entre nosotros, pues todos los seres humanos compartimos más del 99% de los genes. He escrito una breve respuesta a este error en mi artículo «Doce equívocos de la selección de parentesco» (equívoco número 5 de dicho artículo). También vale la pena repasar los once equívocos restantes.

Alan Grafen ha ofrecido la que puede ser la solución definitiva al problema de medir la relación en su «concepción geométrica de la relación», que intentaré exponer aquí. Y en otro trabajo, titulado «Selección natural, selección de parentesco y selección de grupo», Grafen aclara otro problema común e importante, a saber, el uso generalizado y erróneo del concepto de «eficacia general» de Hamilton. También nos explica las formas correctas y erróneas de calcular los costes y beneficios para los parentescos genéticos.

deslumbra y ello podría ser la causa de que no viesen acercarse a un predador. No estamos interesados en explicar la prevalencia en el acervo génico de aquellos genes tan obviamente «buenos» como los que determinan que un individuo no sea albino. Nos interesa explicar el éxito de los genes específicamente como resultado de su altruismo. Podemos asumir, por lo tanto, al menos en las etapas iniciales de este proceso evolutivo, que estos genes son escasos. El punto importante que debemos destacar es que un gen, escaso en una población considerada en su conjunto, es común dentro de una familia. Yo contengo un determinado número de genes que son escasos en la población total y lo mismo te sucede a ti. Las probabilidades de que ambos contengamos los mismos genes raros es, en realidad, muy pequeña. Pero las probabilidades son altas de que mi hermana contenga un determinado gen raro que yo contengo y las posibilidades son igualmente altas de que tu hermana contenga, en común contigo, un gen raro. Las probabilidades son, en este caso, exactamente de un 50% y es fácil explicar su causa.

Supongamos que tú contienes una copia del gen *G*. Debes haberlo recibido ya sea de tu padre o de tu madre (por conveniencia podemos dejar de considerar varias posibilidades infrecuentes tales como: *G* es un nuevo mutante, que ambos progenitores lo poseían o que cualquiera de tus progenitores poseía dos copias de él). Supongamos que fue tu padre quien te dio el gen. Por lo tanto, cada una de las células ordinarias de su cuerpo contenía una copia de *G*. Ahora debes recordar que cuando un hombre hace un espermatozoide da la mitad de sus genes. Existe, por lo tanto, un 50% de probabilidades de que el espermatozoide que engendró a tu hermana recibiera el gen *G*. Si, por otra parte, recibiste el gen *G* de tu madre, un razonamiento paralelo demuestra que la mitad de sus óvulos debían contener el gen *G*; una vez más, las probabilidades son de un 50% de que tu hermana contenga el gen *G*. Ello significa que si tú tuvieses 100 hermanos y hermanas, aproximadamente 50 de ellos contendrían cualquier gen escaso en el acervo génico que tú contengas. También significa que si tú posees 100 de estos genes raros, aproximadamente 50 de ellos se encuentran en el cuerpo de cualquiera de tus hermanos o hermanas.

Se puede hacer el mismo tipo de cálculo para cualquier grado de parentesco que se desee. Una relación familiar importante es la existente entre padres e hijos. Si tienes una copia del gen *H,* las probabilidades de que cualquier hijo tuyo lo tenga es de un 50%, ya que la mitad de tus células sexuales lo contienen y cualquiera de tus hijos fue hecho a partir de una de tales células. Si posees una copia del gen *J*, las posibilidades de que tu padre también la tenga es de un 50%, debido a que recibiste la mitad de tus genes de él y la otra mitad de tu madre. Por conveniencia, empleamos un índice de *parentesco* que expresa las posibilidades que tiene un gen de ser compartido por dos parientes. La relación entre dos hermanos es ½, ya que la mitad de los genes que posee un hermano se encontrarán en el otro. Ésta es una cifra promedio: debido a la suerte en el sorteo meiótico es posible que determinados pares de hermanos compartan más o menos genes que éstos. La relación entre padres e hijos es siempre, exactamente, de ½.

Es bastante tedioso efectuar todos los cálculos partiendo cada vez desde los primeros orígenes, de tal manera que presentaremos una regla, rudimentaria pero efectiva, para calcular la relación entre dos individuos cualesquiera *A* y *B*. Podrás

encontrarla útil al hacer el testamento o al interpretar las semejanzas aparentes en tu propia familia. Sirve para todos los casos simples, pero deja de tener validez en casos de uniones incestuosas y en determinados insectos, según veremos más adelante.

Primero, es necesario identificar a todos los *antepasados comunes* de *A* y *B.* Por ejemplo, los ascendientes comunes de un par de primos hermanos o carnales son el abuelo y la abuela común. Una vez hallado el predecesor común es, por supuesto, lógicamente cierto que todos sus antepasados son asimismo comunes a *A y B.* Sin embargo, ignoramos todo excepto los dos predecesores comunes más recientes. Si *B* es un descendiente lineal de *A,* por ejemplo su biznieto, entonces *A* es el antepasado común que estamos buscando.

Habiendo localizado el o los antepasados comunes de *A* y *B,* es necesario medir la *distancia generacional* de la siguiente manera: partiendo de *A* trepar por el árbol familiar hasta encontrar un antepasado común y luego descender nuevamente hasta *B.* El número total de pasos hacia arriba del árbol y luego hacia abajo es la distancia generacional. Por ejemplo, si *A* es el tío de *B,* la distancia generacional es 3. El antepasado común es el padre de *A* (digámoslo así) y el abuelo de *B.* Partiendo de *A* se debe trepar una generación hacia arriba con el fin de alcanzar el antepasado común, luego descender hasta *B* dos generaciones por el otro lado. Por lo tanto, la distancia generacional es 1+2=3.

Habiendo encontrado la distancia generacional entre *A y B* vía un antepasado común determinado, calculemos aquella parte de su relación de parentesco de la cual tal antepasado es responsable.

Para determinar esto se debe multiplicar ½ por sí mismo una vez por cada paso de distancia generacional. Si la distancia generacional es 3, ello significa calcular (½)x(½)x(½) o $(½)^3$. Si la distancia generacional vía un determinado antecesor es igual a *g* pasos, la porción de relación de parentesco debida a tal antepasado es $(½)^g$.

Pero esto es sólo una parte de la relación entre *A* y *B.* Si tienen más de un antepasado en común debemos añadir la cifra equivalente para cada antepasado. A menudo es el caso que la distancia generacional es la misma para todos los antepasados comunes de un par de individuos. Por lo tanto, habiendo descifrado la relación entre *A* y *B* debida a cualquiera de sus antepasados, todo lo que se debe hacer, en la práctica, es multiplicar por el número de antepasados. Los primos hermanos, por ejemplo, tienen dos antepasados comunes y la distancia generacional a través de cada uno de ellos es 4. Por lo tanto, su relación es $2x\left(\frac{1}{2}\right)^4 = \frac{1}{8}$. Si *A* es el biznieto de *B,* la distancia generacional es 3 y el número de antepasados comunes es 1 (es decir, *B*) de tal manera que la relación sería $1x\left(\frac{1}{2}\right)^3 = \frac{1}{8}$. Genéticamente hablando, tu primo hermano equivale a tu biznieto. De manera similar, tienes tantas posibilidades de «parecerte» a tu tío $\left[relación = 2x\left(\frac{1}{2}\right)^2 = \frac{1}{4}\right]$ como a tu abuelo $\left[relación = 1x\left(\frac{1}{2}\right)^2 = \frac{1}{4}\right]$.

Para los parentescos tan distantes como un primo tercero $\left[relación = 2x\left(\frac{1}{2}\right)^{8} = \frac{1}{128} \right]$ nos alejamos hasta la posibilidad límite de que un gen que se encuentre en *A* sea compartido por cualquier individuo, escogido al azar, dentro de una población. Un primo tercero no se encuentra alejado de ser el equivalente de cualquier Tom, Dick o Harry en cuanto concierne a un gen altruista. Un primo segundo $\left(relación = \frac{1}{32} \right)$ es especial sólo en muy pequeña medida; un primo hermano, bastante más $\left(\frac{1}{8}\right)$. Hermanos y hermanas (de padres comunes) y padres e hijos son muy especiales $\left(\frac{1}{2}\right)$y los gemelos idénticos (relación = 1) tan especiales como uno mismo. Los tíos y tías, sobrinos y sobrinas, abuelos y nietos y medios hermanos y medias hermanas se sitúan en un estado intermedio con una relación de $\left(\frac{1}{4}\right)$.

Ahora estamos en condiciones de hablar con mayor precisión de los genes para el altruismo. Un gen para salvar a costa de la propia vida a cinco primos no llegaría a ser más abundante en la población, pero un gen para salvar a cinco hermanos o diez primos hermanos sí lo sería. El requerimiento mínimo para que un gen, suicidamente altruista, resulte próspero será que salve a más de dos hermanos (o hijos o padres), o a más de cuatro medios hermanos (o tíos, tías, sobrinos, sobrinas, abuelos o nietos), o a más de ocho primos hermanos, etc. Tal gen, como promedio, tiende a continuar viviendo en los cuerpos de suficientes individuos salvados por el altruista como para compensar la muerte del altruista mismo.

Si un individuo pudiese estar seguro de que una determinada persona es su mellizo idéntico, se preocuparía en igual medida por el bienestar de su mellizo que por el suyo propio. Cualquier gen para el altruismo hacia los mellizos o gemelos está destinado a ser llevado por ambos cuerpos; por lo tanto, si uno de ellos muere heroicamente por salvar al otro, el gen continúa viviendo. Se registró el nacimiento de armadillos de nueve fajas en una carnada de cuatrillizos idénticos. Por lo que yo sé, no se ha informado de ningún hecho de heroico sacrificio respecto a los jóvenes armadillos, pero se ha señalado que decididamente se puede esperar un fuerte altruismo, y valdría la pena que alguien fuese hasta Suramérica a echar un vistazo.[31]

---

[31] No se ha informado de novedad alguna en el frente de los armadillos, pero se han divulgado algunos hechos espectaculares respecto a otro grupo de animales «clónales»: los áfidos. Se conoce desde antiguo que los áfidos (p.ej., la mosca verde) se reproducen tanto sexual como asexualmente. Cuando se observa un enjambre de áfidos en una planta, lo más probable es que sean miembros de un idéntico clon hembra, mientras que los de la planta siguiente serán miembros de un clon distinto. En teoría, estas condiciones son ideales para la evolución del altruismo selectivo hacia el parentesco. Sin embargo, no se conocieron casos reales de altruismo entre los áfidos hasta que Shigeyuki Aoki descubrió

«soldados» estériles en una especie japonesa de áfidos, en el año 1977, demasiado tarde para aparecer en la primera edición de este libro. Desde entonces Aoki ha encontrado este fenómeno en varias especies diferentes, y posee pruebas de que ha evolucionado al menos cuatro veces independientemente en diferentes grupos de áfidos.

Resumiendo, la idea de Aoki es la siguiente. Los áfidos «soldados» constituyen una casta anatómicamente diferenciada, tan diferenciada como las castas de los insectos sociales tradicionales, como las hormigas. Son larvas que no maduran hasta la edad adulta y, por tanto, son estériles. No se parecen, ni se comportan, como sus larvas coetáneas no-soldados, con las cuales son, sin embargo, *genéticamente* idénticas. Los soldados son característicamente más grandes que los no-soldados; poseen patas delanteras extralargas que lo semejan a escorpiones, y finos cuernos, que apuntan hacia delante partiendo de la cabeza. Utilizan estas armas para luchar y matar a sus eventuales depredadores. A menudo mueren en el combate pero, aunque no mueran, sigue siendo correcto considerarlos genéticamente «altruistas» porque son estériles. En términos de genes egoístas, ¿qué es lo que ocurre aquí? Aoki no indica con precisión qué es lo que determina que unos individuos lleguen a ser soldados estériles y otros lleguen a ser adultos reproductores normales, pero podemos afirmar con seguridad que tiene que ser una diferencia ambiental y no genética; obviamente, pues los soldados estériles y los áfidos normales de cualquier planta son genéticamente idénticos. Sin embargo, debe haber genes para la capacidad de cambiar ambientalmente en una de las dos vías de desarrollo. ¿Por qué la selección natural ha favorecido estos genes, aunque algunos de ellos terminen en el cuerpo de soldados estériles y, por tanto, no se transmitan? Porque, gracias a los soldados, copias de esos mismos genes se han salvado en el cuerpo de los no-soldados reproductores. La razón es la misma para todos los insectos sociales (véase el capítulo X), excepto en el hecho de que en otros insectos sociales, como las hormigas o las termitas, los genes de los «altruistas» estériles tienen sólo una probabilidad *estadística* de ayudar a efectuar copias de sí mismos en los reproductores no estériles. Los genes altruistas de los áfidos tienen, ciertamente, algo más que una probabilidad estadística, pues los soldados áfidos son par clonal de las hermanas reproductoras a las que benefician. En algunos aspectos, los áfidos de Aoki proporcionan la mejor muestra existente en la vida real de las ideas de Hamilton. ¿Hay que admitir que los áfidos son, por tanto, el único grupo de insectos verdaderamente sociales, título tradicionalmente otorgado a hormigas, abejas, avispas y termitas? Los entomólogos conservadores podrían refutarlo por varias razones. En primer lugar, carecen de una reina que vive muchos años. Además, siendo verdaderos clones, los áfidos no son más «sociales» que las células de su cuerpo. Un solo animal se alimenta en la planta. Lo único que ocurre es que tiene el cuerpo dividido en áfidos físicamente diferentes, algunos de los cuales desempeñan un papel defensivo, como los glóbulos blancos del cuerpo humano. Los «verdaderos» insectos sociales, prosigue la argumentación, cooperan a pesar de no formar parte del mismo organismo, mientras que los áfidos de Aoki cooperan porque pertenecen al mismo «organismo». No puedo detenerme ahora en esta cuestión semántica. Me parece que, en la medida que se entiende lo que sucede con las hormigas, los áfidos y las células humanas, se está en libertad de llamarlas o no sociales, según se quiera. En cuanto a mis preferencias, tengo razones para llamar a los áfidos de Aoki organismos sociales. en vez de partes de un solo organismo. Hay propiedades cruciales de un solo organismo que un áfido posee individualmente, pero que no posee un clon de áfidos. Esta argumentación se despliega en *El fenotipo extendido,* en el capítulo denominado «Redescubrimiento del

Podemos ahora apreciar que el cuidado paterno es sólo un caso especial de altruismo entre parientes cercanos. Genéticamente, un adulto debería dedicarle tanto cuidado y atención al bebé huérfano que es su hermano como lo haría con uno de sus propios hijos. Su relación hacia ambas criaturas es exactamente la misma, ½. En términos de selección de genes, un gen para el comportamiento altruista de una hermana mayor debería tener tan buenas oportunidades para esparcirse a través de la población como un gen para comportamiento altruista por parte de los padres. En la práctica, ésta es una simplificación exagerada por varias razones, a las cuales nos referiremos más adelante, y el cuidado por parte de los hermanos o hermanas no es, ni remotamente, tan común en la naturaleza como el cuidado otorgado por los padres. Pero el punto que estoy tratando de aclarar aquí se refiere a que no existe nada especial, genéticamente hablando, en cuanto a la relación padre/hijo que diferencie de la relación hermano/hermana. El hecho de que sean los padres los que transmitan los genes a los hijos y que las hermanas no se transmitan genes unas a otras, es irrelevante, ya que ambas hermanas reciben réplicas idénticas de los mismos genes de los mismos padres.

Algunas personas utilizan el término *selección de parentesco* para distinguir este tipo de selección natural de la selección de grupo (la supervivencia diferencial de los grupos) y de la selección individual (la supervivencia diferencial de los individuos). La selección de parentesco explica el altruismo dentro de la familia; cuanto más estrecha la relación, mayor intensidad tiene la selección. No es que el término esté mal, pero, desgraciadamente, sin duda tendrá que ser abandonado debido a la gravedad del mal uso que recientemente se ha hecho de él, lo que puede inducir a enredar y confundir a los biólogos del futuro. E. O. Wilson, en su, por otra parte, admirable *Sociobiology: The New Synthesis,* define a la selección por parentesco como un caso especial de selección de grupo. Presenta un diagrama que demuestra claramente que él considera este tipo de selección como intermedia entre «selección individual» y «selección de grupo» en el sentido convencional —el sentido en que yo empleé el término en el capítulo primero. Ahora la selección de grupo, aun de acuerdo a la propia definición de Wilson, significa la supervivencia diferencial de *grupos* de individuos. Existe, seguramente, un sentido en el cual una familia es un tipo especial de grupo. Pero todo el sentido del argumento de Hamilton estriba en que la diferencia entre la familia y la no familia no es algo estricto sino que es un asunto de probabilidades matemáticas. No forma parte de la teoría de Hamilton el considerar que los animales deberían comportarse de manera altruista hacia todos los «miembros de la familia» y con egoísmo respecto de todos los demás. No es posible trazar líneas definidas entre la familia y los individuos que no pertenezcan a ella. No tenemos que decidir si, supongamos, los primos segundos debieran ser considerados como miembros pertenecientes al grupo familiar o quedar excluidos de él: esperamos simplemente que los primos segundos deberían tener 1/16 probabilidad de recibir el altruismo al igual que los hijos o hermanos. La selección por parentesco *no* es,

---

organismo», y también en un nuevo capítulo de este libro, que lleva el título de «El largo brazo del gen».

subrayémoslo, un caso especial de selección de grupos.[32] Es una consecuencia especial de la selección de genes.

Existe una deficiencia aún más grave en la definición de Wilson respecto a la selección por parentesco. Dicho autor excluye, deliberadamente, a la progenie: ¡no cuentan como parientes![33] Por supuesto, él sabe perfectamente bien que los hijos son parientes de sus padres, pero prefiere no invocar la teoría de la selección por parentesco con el fin de explicar el cuidado altruista que ejercen los padres hacia su progenie. Tiene, por supuesto, el derecho a definir un término como más le agrade, pero en el presente caso, es una definición bastante confusa, y tengo la esperanza de que Wilson la modifique en las futuras ediciones de su libro, que bien merecida tiene la influencia que ejerce. Genéticamente, el cuidado paterno y el altruismo de los hermanos y hermanas evolucionan exactamente por la misma razón en ambos casos existen muchas probabilidades de que el gen altruista se encuentre presente en el cuerpo del beneficiario.

---

[32] No ha desaparecido la confusión sobre la diferencia entre selección de grupo y selección de parentesco. Puede, incluso, haberse agudizado. Mantengo mis palabras con mayor énfasis si cabe excepto en que, por una desafortunada elección de palabras, introduje una falacia diferente de mi propia cosecha en la primera edición de este libro. En el original dije (ésta es una de las pocas cosas que he modificado en el texto de esta edición): «Simplemente nos limitamos a esperar que los primos segundos reciban 1/16 del altruismo que recibe la progenie o hijos». Como ha indicado S. Altmann, esto es obviamente erróneo. Y lo es por una razón que nada tiene que ver con la idea que entonces intentaba defender. Si un animal altruista tiene un pastel a repartir con sus familiares, no hay razón por la que no tenga que dar una rebanada a cada pariente; el tamaño de la rebanada estará determinado por la proximidad de la relación. En realidad, esto llevaría al absurdo, pues todos los miembros de la especie, por no decir de otras especies, ¡son, al menos, familiares lejanos que, por lo tanto, podrían reclamar una porción bien medida! Por el contrario, si hay un familiar próximo en el vecindario, no hay razón para dar una porción a un familiar lejano. A tenor de otras complicaciones, como las leyes de los rendimientos decrecientes, habría que dar la totalidad del pastel al familiar más próximo. Lo que quise decir, por supuesto, era: «Esperamos simplemente que los primos segundos deberían tener 1/6 probabilidad de recibir el altruismo al igual que los hijos o hermanos», que es la formulación actual.

[33] Yo había expresado mi esperanza de que E.O. Wilson cambiase su definición de selección de parentesco en sus escritos posteriores, para incluir a la progenie como «parentesco». Me complace informar que en su obra *On human nature,* se ha omitido la frase ofensiva «distintos de la progenie», aunque no reclamo mérito alguno al respecto. Wilson añade: «Aunque se defina el parentesco de modo que incluya la progenie, el término “selección de parentesco” se utiliza normalmente sólo si resultan también afectados al menos otros familiares, como hermanos, hermanas o padres». Desafortunadamente ésta es la expresión exacta de lo que entienden por normal los biólogos, que no hace más que reflejar el hecho de que muchos biólogos carecen aún de una adecuada comprensión del sentido fundamental de la selección por el parentesco. *Aún* la consideran, erróneamente, como algo extraordinario y esotérico, por encima de la «selección individual» ordinaria. No es eso. La selección de parentesco se sigue de supuestos fundamentales del neodarwinismo como la noche sigue al día.

Solicito la indulgencia del lector en general por esta pequeña diatriba y me apresuro a retornar al tema principal. Hasta ahora me he limitado a simplificar en exceso, y pienso que ha llegado el momento de introducir algunas modificaciones. He hablado, en términos elementales, de genes suicidas para salvar la vida de un determinado número de parientes de conocida relación. Obviamente, en la vida real, no se puede esperar que los animales cuenten, de forma precisa, cuántos parientes están salvando, sin mencionar los cálculos de Hamilton que debieran realizar, aun si tuviesen una forma de saber exactamente quiénes serían sus hermanos o primos. En la vida real ciertos suicidios y «salvamentos» absolutos de vida deben ser reemplazados por *riesgos estadísticos* de muerte, de la propia muerte y de la de los demás. Aun valdría la pena salvar la vida de un primo tercero si el riesgo para uno mismo es muy pequeño. Luego debemos considerar el factor de que tanto la vida propia como la del pariente que se intenta salvar están destinadas a perecer algún día, de todas maneras. Cada individuo posee una «expectativa de vida» que un actuario de seguros podría calcular con ciertas probabilidades de error. Salvar la vida de un pariente que seguramente morirá pronto debido a su avanzada edad, causa menor impacto en un acervo génico futuro que salvar la vida de un pariente igualmente cercano que tenga la mayor parte de su vida por delante.

Nuestros precisos cálculos simétricos de relación deben ser modificados por las confusas consideraciones del actuario. Los abuelos y los nietos tienen, genéticamente hablando, iguales razones para comportarse de manera altruista unos con otros, ya que comparten ¼ de los genes. Pero si el nieto tiene mayores expectativas de vida, los genes del comportamiento altruista de los abuelos hacia los nietos tienen una ventaja selectiva mayor que los genes del altruismo de los nietos hacia sus abuelos. Es bastante probable que el beneficio neto obtenido al ayudar a un joven pariente distante exceda el beneficio neto de ayudar a un viejo pariente cercano. (A propósito, no es, por supuesto, necesariamente el caso de que los abuelos tengan una expectativa de vida menor que los nietos. En especies donde se da un gran índice de mortalidad infantil, la situación inversa puede ser la verdadera.)

Con el fin de ampliar la analogía del actuario, podemos suponer a los individuos como suscritos a un seguro de vida. Se puede esperar que un individuo invierta o arriesgue una determinada proporción de sus propios bienes en la vida de otro individuo. Toma en consideración su relación con el otro individuo, y también si el individuo considerado representa un «buen riesgo» en términos de sus expectativas de vida comparadas con las propias. Para expresarnos más estrictamente deberíamos decir «expectativas de reproducción» en lugar de «expectativas de vida», o para precisar aún más, «capacidad general de beneficiar a los propios genes en las expectativas del futuro». Luego, con el fin de que evolucione el comportamiento altruista, el riesgo neto del altruista debe ser menor que el beneficio neto del receptor multiplicado por la relación existente. Los riesgos y beneficios deben ser calculados de la forma actuarial compleja que he delineado.

Pero ¿cómo se puede esperar que una pobre máquina de supervivencia efectúe un cálculo tan complicado, especialmente en un momento de apuro?[34] Aun el gran biólogo

[34] La falacia de que la teoría de la selección de parentesco exige proezas de cálculo no realistas por parte de los animales resurge sin cesar en las sucesivas generaciones de estudiosos. Y no sólo de los estudiosos jóvenes. La obra *The use and abuse of biology,* del distinguido antropólogo social Marshall Sahlins, podría permanecer en una prudente oscuridad de no haber sido recibida como un «ridiculizante ataque» a la «sociobiología». La siguiente cita, en el contexto de si en la especie humana puede operar la selección de parentesco, es casi demasiado buena para ser verdad:

Hay que señalar de pasada que los problemas epistemológicos que plantea la falta de soporte lingüístico para calcular *r,* los coeficientes de relación, se añaden a un grave defecto de la teoría de la selección de parentesco. Las fracciones constituyen un evento muy raro en las lenguas del mundo; y aparecen en la civilización indoeuropea y en otras civilizaciones arcaicas del próximo y lejano Oriente; pero, por lo general, no se encuentran entre los denominados pueblos primitivos. Los cazadores y recolectores no suelen disponer de sistemas de cómputo más allá del uno, dos y tres. Me abstengo de comentar el problema, aún mayor, de cómo se supone que los animales determinarán que *r* [yo, primos en primer grado] = 1/8. No es ésta la primera vez que acoto este pasaje tan relevante, y puedo citar aquí mi propia respuesta —más bien poco caritativa— formulada en «Doce equívocos de la selección de parentesco»:

Es una pena que Sahlins sucumbiese a la tentación de «abstenerse de comentar» cómo se supone que los animales llegaron a «determinar» *r.* El propio absurdo de la idea que intentó ridiculizar debió haber activado las alarmas. La concha de un caracol es una exquisita espiral logarítmica, pero ¿dónde guarda el caracol sus tablas de logaritmos? ¿Cómo las lee, al carecer el cristalino de sus ojos de «soporte lingüístico» para calcular *m,* el coeficiente de refracción? ¿Cómo «determinan» las plantas la fórmula de la clorofila?

El hecho es que si uno piensa en la anatomía, la fisiología o casi cualquier otro aspecto de la biología a la manera de Sahlins se llega al mismo problema inexistente. El desarrollo embrionario de cualquier fragmento del cuerpo de un animal o planta exige una matemática compleja para su completa descripción, pero ¡eso no significa que el animal o planta en cuestión tengan que ser agudos matemáticos! Los árboles muy altos suelen tener enormes contrafuertes que emergen, como alas, desde la base de su tronco. En cualquier especie, cuanto más alto es el árbol, los contrafuertes son relativamente más largos. Se acepta comúnmente que la forma y el tamaño de dichos contrafuertes están cerca del óptimo económico necesario para mantener erguido al árbol, aunque un ingeniero necesitaría una matemática compleja para demostrarlo. Ni a Sahlins, ni a nadie, se le ocurriría dudar de la teoría subyacente a los contrafuertes por el mero hecho de que los árboles carezcan de conocimientos matemáticos para realizar los cálculos. ¿Por qué plantear, pues, el problema, en el caso especial de la conducta de parentesco seleccionada? No puede ser por tratarse de una conducta, y no de anatomía, porque hay muchos otros ejemplos de conducta (distintos a la seleccionada por el parentesco, quiero decir) que Sahlins aceptaría de buen grado sin plantear su objeción «epistemológica»; piénsese, en todo caso, en mi propio ejemplo de los complejos cálculos que, en cierto sentido, todos debemos realizar cada vez que cogemos una pelota. Uno no puede dejar de preguntarse: ¿hay científicos sociales que estén satisfechos con la teoría de la selección natural en general pero que, por razones extrañas quizás originadas en la historia de su especialidad, deseen desesperadamente encontrar algo erróneo —*cualquier cosa*— en la teoría de la *selección de parentesco específicamente!*

matemático J. B. S. Haldane (en una ponencia presentada en 1955 en la que se anticipó a Hamilton al postular que un gen para salvar a parientes cercanos del peligro de ahogarse, tendería a esparcirse) señaló: «... En las dos ocasiones en que saqué fuera del agua a personas que tenían posibilidades de perecer ahogadas (a un riesgo infinitesimal de mí mismo) no tuve tiempo de efectuar tales cálculos». Afortunadamente, sin embargo, como bien lo sabía Haldane, no es necesario asumir que las máquinas de supervivencia efectúen los cálculos conscientemente. De igual forma que nosotros empleamos una regla de cálculo sin darnos cuenta de que, en efecto, estamos usando logaritmos, un animal puede estar preprogramado de tal manera que se comporte *como si* hubiese efectuado unos cálculos complicados.

Esto no es tan difícil de imaginar como parece. Cuando un hombre lanza una pelota al aire y la atrapa nuevamente, se comporta como si hubiese resuelto un conjunto de ecuaciones diferenciales para predecir la trayectoria de la pelota. Puede desconocer o no importarle lo que es una ecuación diferencial, pero ello no afecta a su habilidad con la pelota. En algún nivel subconsciente, algo funcionalmente equivalente a los cálculos matemáticos está sucediendo. De igual manera, cuando un hombre toma una decisión difícil, después de sopesar los pros y los contras, está efectuando el equivalente funcional de un gran cálculo de «sumas de valores relativos», similares a los que podría realizar una computadora.

Si quisiésemos programar una calculadora con el fin de simular un modelo de máquina de supervivencia, en el momento de tomar decisiones sobre si debe comportarse de manera altruista, probablemente deberíamos proceder más o menos de la siguiente forma: Deberíamos establecer una lista de las cosas alternativas que el animal pudiera hacer. Luego, para cada uno de dichos patrones de comportamiento alternativo deberíamos programar unos cálculos de sumas de valores relativos. Todos los diversos beneficios deberían tener un signo positivo y todos los riesgos ir precedidos por un signo negativo; tanto a los beneficios como a los riesgos debería *asignárseles* un valor multiplicándolos por él índice de relación adecuado antes de efectuarse la suma. Con el fin de simplificar los cálculos podemos, en principio, ignorar otros valores, tales como aquellos asignados a la edad y a la salud. Ya que la relación de un individuo consigo mismo es de 1 (es decir, posee obviamente el 100% de sus propios genes), los riesgos y beneficios que puedan afectarle no serán devaluados en absoluto, sino que se les otorgará todo su valor en el cálculo. La suma total para cualquiera de los patrones de comportamiento alternativo será así: Beneficio neto del patrón de comportamiento = beneficio para sí mismo - riesgo para sí + ½ beneficio para el hermano - ½ riesgo para el hermano + ½ beneficio para otro hermano - ½ riesgo para otro hermano + ⅛ beneficio para su primo hermano - ⅛ riesgo para su primo hermano + ½ beneficio para un hijo - ½ riesgo para un hijo + etcétera.

El resultado de la suma sería una cifra denominada resultado del beneficio neto de ese determinado patrón de comportamiento. Como paso siguiente, el modelo animal computa la suma equivalente de cada alternativa de patrón de comportamiento en su repertorio. Finalmente, escoge para su actuación el patrón de comportamiento que aparezca con el mayor beneficio neto. Aun si todos los resultados resultan negativos,

tendrá que escoger la acción según el cómputo más alto, como el menor de los males. Es necesario recordar que cualquier acción positiva involucra un consumo de energía y tiempo, y que ambos podrían haber sido empleados en efectuar otros actos. Si el no hacer nada resulta como el «comportamiento» con el resultado más alto de beneficio neto, el animal modelo no hará nada.

He aquí un ejemplo muy simplificado, esta vez expresado en la forma de un soliloquio en lugar de una simulación en una computadora. Soy un animal que ha encontrado un grupo de ocho setas. Después de considerar su valor nutritivo y de deducir algo por el leve riesgo de que puedan ser venenosas, estimo que valen + 6 unidades cada una (las unidades son valores arbitrarios al igual que en el capítulo anterior). Las setas son tan grandes que sólo podría comerme tres a la vez. ¿Debería informar a alguien sobre mi hallazgo, emitiendo una «llamada de alimento»? ¿Quién se encontrará cerca como para escucharme? El hermano *B* (su relación conmigo es de ½), el primo *C* (cuya relación conmigo es ⅛), y *D* (al cual no me une ningún parentesco determinado: su relación conmigo es sólo una pequeña cifra que puede ser considerada como cero para fines prácticos). El resultado de beneficio neto para mí, si me mantengo callado sobre mi hallazgo, será de + 6 por cada una de las tres setas que coma, lo que hace un total de + 18. El total de beneficio neto que yo obtendría si efectúo la llamada necesita ciertos cálculos. Las ocho setas serán repartidas por partes iguales entre nosotros cuatro. El resultado para mí de las dos setas que yo coma será un total de + 6 por unidad, lo que equivale a + 12. Pero también obtendré algún resultado positivo cuando mi hermano y mi primo coman sus dos setas, debido a los genes que compartimos. El resultado real sería:

$$1x12+\left(\frac{1}{2}x12\right)+\left(\frac{1}{8}x12\right)+\left(0x12\right)=19\frac{1}{2}.$$

El correspondiente beneficio neto para el comportamiento egoísta era de + 18. La diferencia es escasa, pero el veredicto es claro. Debo dar la llamada que indique la comida; el altruismo de mi parte beneficiaría a mis genes egoístas.

He hecho la suposición simplificadora de que el animal individual calcula lo que es mejor para sus genes. Lo que realmente sucede es que el acervo génico se llena de genes que influyen sobre los cuerpos de tal manera que se comportan como si hubiesen efectuado tales cálculos.

En todo caso el cálculo es solamente una primera aproximación preliminar de lo que idealmente debiera ser. Descuida muchos elementos, entre ellos, la edad de los individuos implicados. Asimismo, si yo hubiese comido previamente en abundancia de tal manera que ahora sólo pudiera comerme una seta, el beneficio neto de dar la llamada para el alimento sería mayor, en este caso, que si yo estuviese hambriento. No existe un límite a la progresiva sutileza de cálculo que podría alcanzarse en el mejor de todos los mundos posibles. Pero la vida real no transcurre en el mejor de todos los mundos posibles. No podemos esperar que los animales tomen en consideración hasta el último detalle para lograr una decisión óptima. Debemos descubrir, mediante la observación y la experimentación en la naturaleza, cuánto se aproximan verdaderamente los animales reales al logro de un análisis ideal de los costos y beneficios.

Con el fin de asegurarnos de que no nos hemos dejado llevar demasiado lejos por los ejemplos subjetivos, retornemos brevemente a nuestro lenguaje de los genes. Los cuerpos vivientes son máquinas programadas por genes que han sobrevivido. Los genes que así lo han hecho lo han logrado en condiciones que tendieron *como promedio* a caracterizar el medio ambiente de las especies en el pasado. Por lo tanto, las «estimaciones» de costos y beneficios están basadas en «experiencias» pasadas, tal como ocurre en la toma de decisiones humanas. No obstante, en el presente caso experiencia posee el significado especial de experiencia de genes o, más precisamente, condiciones de la supervivencia anterior de los genes. (Ya que los genes también dotan a sus máquinas de supervivencia con capacidad de aprendizaje, podría decirse que algunas estimaciones de costos-beneficios son tomadas, asimismo, sobre la base de experiencias individuales.) Mientras las condiciones no sufran un cambio demasiado radical, las estimaciones serán buenas, y las máquinas de supervivencia tenderán, como promedio, a tomar las decisiones adecuadas. Si las condiciones cambian radicalmente, las máquinas de supervivencia tenderán a tomar decisiones erróneas, y sus genes pagarán por ello; también las decisiones humanas basadas en información obsoleta tienden a estar equivocadas. Las estimaciones de relación también están sujetas a errores e incertidumbres. Hasta ahora, en nuestros cálculos demasiado simplificados, hemos hablado como si las máquinas de supervivencia *supiesen* quiénes están relacionados con ellas, y cuan estrecho es el parentesco. En la vida real tales conocimientos ciertos son ocasionalmente posible, pero más a menudo el parentesco sólo puede ser estimado como un número promedio. Demos un ejemplo: supongamos que *A* y *B* podrían ser medios hermanos o hermanos por

parte de ambos progenitores. Su índice de relación es ¼ o ½, pero como sea que no sabemos con certeza cuál de las dos posibilidades es la correcta, efectivamente sólo podemos usar la cifra promedio: ⅜. Si se tiene la certeza de que tienen la misma madre pero las posibilidades de que tengan el mismo padre son solamente de 1 entre 10, luego tenemos el 90% de certeza de que son medios hermanos, y un 10% de que sean hermanos totales, y la relación real es:

$$\frac{1}{10} x \frac{1}{2} x \frac{9}{10} x \frac{1}{4} = 0.275$$

Pero cuando decimos algo similar a que tiene un 90% de certeza, ¿a qué nos estamos refiriendo? ¿Queremos decir que un naturalista humano, después de prolongados estudios en este campo, está seguro en un 90%, o queremos decir que los animales están seguros en un 90%? Con un poco de suerte estos dos planteamientos pueden significar casi lo mismo. Con el fin de comprender esto debemos imaginar cómo los animales podrían arreglárselas en realidad para estimar quiénes son sus parientes cercanos.[35]

---

[35] Desde que se escribió este libro, el tema general del reconocimiento del parentesco ha conocido un lanzamiento espectacular. Los animales —incluidos nosotros— parecen mostrar una capacidad relativamente notable para discriminar a los familiares de los no familiares, a veces por el olfato.

Sabemos el grado de nuestras relaciones porque hemos sido informados de ellas, debido a que les asignamos nombres porque celebramos matrimonios formales y porque mantenemos registros escritos y buenas memorias. Muchos antropólogos sociales se preocupan por averiguar los «parentescos» en las sociedades que ellos estudian. Esto no significa que se interesen por la relación genética sino por las ideas subjetivas y culturales del parentesco. Las costumbres humanas y los rituales tribales subrayan, a menudo, el parentesco. La adoración de los antepasados se encuentra ampliamente difundida y las obligaciones y lealtades familiares dominan una gran parte de la vida. Las guerras entre las familias y entre los clanes tienen una fácil interpretación en términos de la teoría genética de Hamilton. Los tabúes relativos a los incestos testifican el alto grado de conciencia de parentesco que posee el hombre, aun cuando la ventaja genética de un tabú que condene el incesto nada tiene que ver con el altruismo; concierne, probablemente, a los efectos dañinos de los genes recesivos que aparecen con la reproducción que se realiza en estas condiciones (por alguna razón, a muchos antropólogos no les agrada dicha explicación).[36]

Un libro reciente, *Kin recognition in animals,* resume el estado actual de los conocimientos. El capítulo sobre los seres humanos, de Pamela Wells, muestra que la afirmación que sigue («*sabemos* el grado de nuestras relaciones porque hemos sido informados de ellas») debe completarse con: ahí está, al menos, la evidencia circunstancial de que somos capaces de utilizar diversas claves no verbales, incluido el olor de la transpiración de nuestros familiares. En mi opinión, todo el tema se resume en la cita con que comienza esta autora: «A los buenos camaradas puedes conocer por su altruista forma de oler», E.E. Cummings.

Los familiares pueden necesitar reconocerse entre sí por razones distintas al altruismo. También pueden querer establecer un equilibrio entre reproducción exterior y reproducción interior, como veremos en la próxima nota.

[36] Un gen letal es aquel que mata a su poseedor. Un gen letal recesivo, como cualquier gen recesivo, no surte efecto a no ser en dosis doble. Los genes recesivos letales se adquieren en el acervo génico, porque la mayoría de las personas que los poseen tienen sólo una copia y por tanto nunca acusan sus efectos. Los genes letales son raros porque, si alguna vez se vuelven comunes, encuentran copias de sí mismos y matan a sus portadores. Podría haber, sin embargo, montones de tipos diferentes de genes letales, por lo que podemos seguir quedando perplejos al respecto. Las estimaciones acerca del número de ellos que hay agazapados en el acervo génico humano varía. Algunos libros calculan unos dos genes letales por persona, por término medio. Si un hombre al azar se une a una mujer al azar, lo más probable es que los genes letales de uno y otro no se encuentren y que sus hijos no los acusen. Pero si un hermano se une con una hermana, o un padre con una hija, las cosas son tremendamente distintas. Por raros que puedan ser los genes recesivos letales en la población en general, y por raros que puedan ser los genes letales recesivos de mi hermana en la población general, existe una probabilidad extraordinariamente alta de que los suyos y los míos sean los mismos. Si se hacen las sumas, resulta que, por cada gen letal recesivo que yo poseo, si me uno a mi hermana, uno de cada ocho de nuestros descendientes nacerá muerto o morirá muy joven. Diremos de paso que morir en la adolescencia es aun más «letal», genéticamente hablando, que morir al nacer: un feto que nace muerto no ocupa tanto tiempo vital y energía de los padres. Pero se mire como se

¿Cómo podrían «saber» los animales quiénes son sus parientes, o en otras palabras, qué reglas de comportamiento podrían seguir que tuviesen el efecto indirecto de hacerlos aparentar que saben quiénes son sus parientes? La regla «sé agradable con tus parientes» implica la pregunta de cómo se puede reconocer, en la práctica, a los parientes. Los animales deben haber sido dotados por sus genes con una simple norma de acción, una norma que no implica un conocimiento total de los fines últimos de la acción pero que, sin embargo, sirve, al menos en condiciones normales. Nosotros, los humanos, estamos

---

mire, un incesto entre parientes próximos no es sólo levemente perjudicial. Es potencialmente catastrófico. La selección para la evitación activa del incesto podría ser tan fuerte como cualquier presión de selección que se haya medido en la naturaleza. Los antropólogos que se oponen a las explicaciones darwinianas de la evitación del incesto no se dan cuenta quizás de la posición darwiniana básica a la que se enfrentan. Sus argumentos son a veces tan débiles que sugieren una desesperada petición especial. Suelen decir, por ejemplo: «Si la selección darwiniana nos hubiese dotado realmente de un rechazo instintivo al incesto, no necesitaríamos prohibirlo. El tabú sólo surge porque la gente tiene deseos incestuosos. Como la norma que prohíbe el incesto no puede tener una función biológica, debe ser puramente «social». Esta objeción es parecida a la siguiente: «los coches no necesitan seguro en la llave del encendido porque tienen seguro en las puertas. Por lo tanto, el seguro en el encendido no pueden ser un dispositivo antirrobo; ¡debe tener una significación puramente ritual!» A los antropólogos les gusta subrayar el hecho de que diferentes culturas tienen diferentes tabúes y, efectivamente, diferentes definiciones de parentesco. Parecen pensar que también esto socava las aspiraciones darwinianas a explicar la evitación del incesto. Pero podría decirse igualmente que el deseo sexual no puede ser una adaptación darwiniana porque culturas diferentes prefieren copular en posiciones diferentes. Me resulta muy plausible que la evitación del incesto en los seres humanos, al igual que en otros animales, sea consecuencia de una fuerte selección darwiniana.

No sólo es malo aparearse con personas genéticamente muy próximas. La reproducción muy distante también puede ser nociva debido a la incompatibilidad genética entre variedades diferentes. No es fácil predecir dónde se sitúa el intermedio ideal. ¿Debes aparearte con tu primo en primer grado? ¿O con tu primo segundo, o tercero? Patrick Bateson ha intentado preguntar a las codornices japonesas dónde se sitúan sus preferencias a lo largo de un espectro. En un diseño experimental, denominado Aparato Amsterdam, se invitó a estos pájaros a elegir entre miembros del otro sexo dispuestos detrás de casetas en miniatura. Los pájaros prefirieron a los primos hermanos por encima de los hermanos o de los pájaros no emparentados. Experimentos ulteriores sugieren que las codornices jóvenes aprenden los atributos de sus compañeros de nidada para luego, en una etapa posterior, tener tendencia a elegir compañeros sexuales parecidos, pero no demasiado, a sus compañeros de nido.

Las codornices, por tanto, parecen evitar el incesto por su propia carencia interior de deseo hacia aquellos ejemplares con los que se han desarrollado. Otros animales lo hacen por la observancia de leyes sociales, reglas de dispersión socialmente impuestas. Los leones macho adolescentes, por ejemplo, abandonan la manada paterna cuando las hembras de la familia les tientan, y sólo se cruzan con ellas si consiguen usurpar otra manada. En las sociedades de chimpancés y gorilas, suelen ser las hembras jóvenes las que se marchan a buscar machos en otras bandas. Ambas pautas de dispersión, al igual que el sistema de la codorniz, pueden encontrarse entre las diferentes culturas de nuestra propia especie.

familiarizados con las reglas o normas, y tan poderosas son que si tenemos un criterio estrecho obedeceremos una regla aun cuando nos demos perfecta cuenta de que no nos reporta a nosotros, ni a nadie más, ningún beneficio. Por ejemplo, algunos judíos ortodoxos y algunos musulmanes se dejarían morir de hambre antes que quebrantar la regla que les prohíbe comer carne de cerdo. ¿Qué reglas simples y prácticas podrían obedecer los animales, en condiciones normales, que tuviesen el efecto indirecto de beneficiar sus relaciones íntimas?

Si los animales tuvieran la tendencia de comportarse de manera altruista hacia aquellos individuos que físicamente se les asemejan, probablemente estarían beneficiando indirectamente a su pariente. Mucho dependería de detalles en cuanto a las especies implicadas. Tal regla llevaría, en todo caso, a decisiones «acertadas» en un sentido estadístico. Si las condiciones cambiasen, como sería el caso si una especie empezara a vivir en grupos mucho más numerosos, llevaría a decisiones erróneas. Es posible imaginar que los prejuicios raciales podrían ser interpretados como una generalización irracional de una tendencia de selección por parentesco para identificarse con individuos que físicamente se pareciesen al sujeto, y para mostrarse desagradables con aquellos individuos distintos en apariencia.

En una especie cuyos miembros no se alejan mucho o, cuando lo hacen, forman grupos pequeños, hay bastantes posibilidades de que cualquier individuo que se encuentre al azar sea un pariente cercano. En este caso, la regla «compórtate de manera agradable con cualquier miembro de tu especie con quien te encuentres» podría tener un valor positivo de supervivencia, en el sentido a que un gen que predisponga a su poseedor para que obedezca dicha regla podría llegar a ser más numeroso en el acervo génico. A ello puede deberse que se informe tan a menudo sobre el comportamiento altruista en un grupo de monos y en un banco de ballenas. Las ballenas y los delfines se ahogan si no se les permite respirar aire. A las crías de las ballenas y a aquellas que se encuentran heridas y no pueden por ello nadar hasta la superficie, se las ha visto ser rescatadas y ayudadas por sus compañeras en el banco.

Se ignora si las ballenas tienen medios para saber quiénes son sus parientes cercanos, pero es posible que ello no cuente. Puede ser que la probabilidad general de que entre los miembros del banco se encuentre un pariente sea tan alto que el altruismo valga la pena. A propósito, existe por lo menos una historia comprobada de que un nadador humano que estaba a punto de perecer ahogado fue rescatado por un delfín salvaje. Ello podría ser considerado como un fallo de la regla de salvar a los miembros del banco que se encuentren en peligro de ahogarse. La «definición» de la regla acerca de un miembro del banco que se esté ahogando sería algo así: «Una cosa grande que se encuentra moviéndose violentamente y chocando cerca de la superficie.»

Se poseen informes de papiones machos adultos que han arriesgado la vida al defender al resto de su manada contra predadores tales como los leopardos. Es bastante probable que cualquier adulto macho tenga, como promedio, un número bastante considerable de genes en común con otros miembros de la manada. Un gen que «diga», en efecto: «Cuerpo, si por casualidad eres un adulto macho, defiende a tu manada contra los leopardos», podría llegar a ser más numeroso en el acervo génico. Antes de

abandonar este ejemplo, a menudo citado, es justo agregar que por lo menos una autoridad merecedora de respeto ha informado de hechos muy diversos. Según ella, los machos adultos son los primeros que se ven en la línea del horizonte cuando aparece un leopardo.

Los polluelos se alimentan en nidadas y todos ellos siguen a su madre. Emiten dos llamadas principales. Además de la piada de sonido alto y penetrante que ya he mencionado, emiten cortos y melodiosos gorjeos cuando se alimentan. Las piadas, que tienen el efecto de solicitar la ayuda materna, son ignoradas por los otros polluelos. Los gorjeos, sin embargo, les resultan atractivos. Ello significa que cuando algún polluelo ha encontrado comida, gorjea con el fin de atraer a sus hermanos para que la compartan: en términos del anterior ejemplo hipotético, los gorjeos constituyen «llamadas de alimento». Al igual que en el caso anterior, se puede explicar el aparente altruismo de los polluelos mediante la selección de parentesco. Puesto que, en la naturaleza, los polluelos serían todos hermanos y hermanas totales, se esparciría un gen destinado a conferir el gorjeo que anuncia el alimento, siempre que el costo del gorjeo fuese menos de la mitad del beneficio neto para los otros polluelos. Ya que el beneficio es compartido entre toda la nidada, que a menudo suma más de dos miembros, no es difícil imaginar que se cumpla esta condición. Su comportamiento ha sido modelado según las condiciones que normalmente prevalecen en la naturaleza, y en la naturaleza no suelen encontrarse extraños en el nido.

Sin embargo, ocasionalmente pueden suceder errores de este tipo en la naturaleza. En las especies que viven en rebaños o bancos, un joven huérfano puede ser adoptado por una hembra extraña, probablemente por una que haya perdido a su propio hijo. *Los* observadores de monos utilizan, en ocasiones, la palabra «tía» para una hembra adoptante. En la mayoría de los casos no existe evidencia alguna de que sea realmente una tía, o ni siquiera cualquier clase de pariente: si los observadores de los monos fuesen tan conscientes de la teoría de los genes como debieran, no emplearían una palabra tan importante como «tía» de una manera tan poco rigurosa. En la mayoría de los casos tal vez deberíamos considerar la adopción, por muy conmovedora que parezca, como un error de una regla establecida. Pues la generosa hembra no está haciendo ningún bien a sus genes al cuidar del huérfano. Malgasta tiempo y energía que podría invertir en la vida de sus propios descendientes, en especial en lo que se refiere a sus futuros hijos propios. Probablemente es un error que ocurre con demasiada infrecuencia para que la selección natural se haya «molestado» en modificar la regla y hacer el instinto maternal más selectivo. En muchos casos, dicho sea de paso, tales adopciones no ocurren y se deja morir al huérfano.

Existe un ejemplo de error tan extremo que es preferible no considerarlo, en absoluto, como error sino como una evidencia en contra de la teoría del gen egoísta. Es el caso de las monas madres desoladas por haber perdido a su hijo que han sido vistas cuando robaban una cría de otra hembra y la cuidaban. Considero que éste es un error doble ya que la adoptante no sólo malgasta tiempo y energía, sino que libera a una hembra rival del peso de criar a su hijo, con lo que la posibilita, además, para que tenga otro hijo a la brevedad posible. Me parece que es un ejemplo crítico que merece una

cuidadosa investigación. Necesitamos saber la frecuencia con que ello sucede, cuál es el tipo de relación promedio que probablemente exista entre la adoptante y la criatura; y cuál es la actitud de la verdadera madre. Es, después de todo, una ventaja para ella que su hijo sea adoptado; ¿tratan las madres, de forma deliberada, de engañar a las ingenuas y jóvenes hembras para que adopten a sus hijos? (también se ha sugerido que las adoptantes y las que roban las crías podrían beneficiarse al adquirir una práctica valiosa en el arte de cuidar una criatura).

Un ejemplo de un error deliberadamente planeado de instinto maternal es ofrecido por los cuclillos y otros pájaros «parásitos de incubación» que ponen sus huevos en nidos ajenos. Los cuclillos explotan la regla establecida entre los padres pájaros: «Compórtate de manera agradable con cualquier pájaro pequeño que ocupe el nido que construiste.» Aparte los cuclillos, esta regla tendrá el efecto deseado de restringir el altruismo limitándolo a la progenie inmediata, pues el hecho de que los nidos se hallen tan aislados unos de otros determina que el contenido del nido que ocupa un determinado pájaro esté formado por sus propios polluelos. Las gaviotas adultas no reconocen sus propios huevos y empollarán tranquilamente los huevos de otra gaviota, e incluso imperfectos sustitutos de madera si aquellos son cambiados por un investigador humano. En la naturaleza, no es importante que las gaviotas reconozcan los huevos, ya que éstos no ruedan bastante para alcanzar la proximidad del nido de una vecina situado a unas yardas de distancia. Las gaviotas, sin embargo, reconocen a sus propios polluelos ya que éstos, a diferencia de los huevos, vagan y pueden aproximarse a una vecina adulta, a menudo con fatales resultados, según pudimos apreciar en el capítulo primero.

Las aves marinas de la familia de las alcas, por otra parte, sí reconocen sus propios huevos por su dibujo moteado y discriminan vivamente en favor de ellos al incubar. Ello se debe, probablemente, a que anidan en rocas planas, donde existe el peligro de que los huevos rueden y se mezclen con otros. Ahora bien, ¿por qué se molestan en efectuar tales discriminaciones y empollan sólo sus propios huevos? Seguramente si todo el mundo considerase que se había sentado sobre los huevos de otra, no importaría que cada madre determinada se sentara sobre sus propios huevos o los de otra ave marina. Éste es un argumento de un partidario de la selección de grupo. Considérese lo que sucedería si tal círculo de empollamiento de grupo se desarrollara. Esta ave marina normalmente empolla un huevo como término medio. Ello significa que si este tipo de cooperación mutua se desarrollara con éxito, cada adulto tendría que empollar, como término medio, un huevo. Supongamos ahora que alguien engañara o rehusara cumplir su parte. En lugar de perder el tiempo empollando podría utilizar su tiempo en poner más huevos. La belleza del esquema radicaría en que otros adultos más altruistas cuidarían de los huevos por ella. Seguirían obedeciendo fielmente la regla «si ves un huevo extraviado cerca de tu nido, arrástralo hasta él y empóllalo». De tal manera que el gen para burlar el sistema se esparciría a través de la población y el agradable y amistoso círculo de cuidar huevos ajenos se rompería.

«Bien —podría decirse—, ¿qué pasaría si los pájaros honestos tomasen represalias y se negasen a ser chantajeados y decidieran, resueltamente, empollar un solo huevo y nada más? Ello frustraría a los tramposos ya que podrían ver sus propios huevos yaciendo

sobre las rocas sin nadie que los incubase. Esto los llevaría pronto a cumplir.» Es una lástima, pero no sucedería así. Desde el momento que postulamos que las aves que empollan no discriminan entre un huevo y otro, si las honestas llevaran a la práctica dicho esquema con el fin de impedir el engaño, los huevos que careciesen de cuidados podrían ser los suyos o los de las aves tramposas. La ventaja todavía favorecería a las tramposas ya que pondrían más huevos y tendrían, por lo tanto, más hijos que sobrevivirían. La única forma en que un ave marina podría derrotar a las tramposas sería mediante una discriminación enérgica en favor de sus propios huevos. Ello significa cesar de ser altruista y cuidar de sus propios intereses.

Para utilizar el lenguaje de Maynard Smith, la «estrategia» de adopción altruista no es una estrategia evolutivamente estable. Es inestable en el sentido de que puede ser mejorada por una estrategia rival egoísta consistente en poner más de la proporción justa de huevos y luego rehusar empollarlos. Esta última estrategia egoísta es, a su vez, inestable puesto que la estrategia altruista que explota es inestable, y desaparecerá. La única estrategia evolutivamente estable para este tipo de ave marina es reconocer sus propios huevos y empollar exclusivamente aquellos que le pertenecen, y esto es exactamente lo que sucede.

Las especies de aves cantoras que son utilizadas por los cuclillos, aves parásitas en cuanto a la incubación de sus huevos, se han defendido; en este caso, no aprendiendo a diferenciar la apariencia de sus propios huevos, sino mediante una discriminación instintiva en favor de los huevos que ostenten marcas típicas de su especie. Como sea que no corren peligro de ser utilizadas por miembros parásitos de su misma especie, esta respuesta es efectiva.[37] Los cuclillos se han vengado, a su vez, haciendo sus huevos cada vez más parecidos a los de la especie anfitrión en color, tamaño y marcas especiales. Éste constituye un ejemplo de engaño que a menudo tiene éxito. El resultado de esta carrera armamentista evolutiva ha sido un notable perfeccionamiento mimético por parte de los huevos del cuclillo. Podemos suponer que una proporción de huevos de cuclillo y polluelos son descubiertos, y los que no, son los que viven para poner la siguiente generación de huevos de cuclillo. Así es como los genes para un engaño más efectivo se esparcen en el acervo génico de los cuclillos. De manera similar, aquellos pájaros anfitriones con ojos bastante sagaces para detectar cualquier leve imperfección en el mimetismo de los huevos del cuclillo, son los que contribuyen en mayor medida a su propio acervo génico. Es así como los ojos agudos y escépticos son transmitidos a la próxima generación. Es éste un buen ejemplo de cómo la selección natural puede hacer más severa la discriminación vigente; en el caso que acabamos de presentar, la

---

[37] Probablemente sucede en la mayoría de las especies de pájaros. No obstante, no nos sorprendería encontrar que algunos pájaros parasitan nidos de su propia especie. Y, de hecho, este fenómeno se encuentra en un número de especies cada vez mayor. Se ha constatado especialmente ahora, cuando se están introduciendo nuevas técnicas moleculares para establecer quién se relaciona con quién. De hecho, se espera que la teoría del gen egoísta se dé con una frecuencia mayor de la que hasta ahora conocemos.

discriminación en contra de otra especie cuyos miembros se esfuerzan al máximo para engañar a los discriminadores.

Retornemos ahora a la comparación entre la «estimación» por parte de un animal de su parentesco con otros miembros de su grupo, y la correspondiente estimación de un experto naturalista con estudios directos en tal campo. Brian Bertram ha pasado muchos años estudiando la biología de los leones en el Serengeti National Park. Sobre la base de sus conocimientos en cuanto a sus hábitos reproductivos, ha estimado el parentesco promedio entre los individuos de una manada de leones típica. Los datos que él utiliza para deducir sus estimaciones son apreciaciones más o menos similares a ésta: una manada típica consiste en siete hembras adultas que son sus miembros más permanentes, y dos machos adultos que no tienen permanencia fija. Aproximadamente la mitad de las hembras adultas dan a luz como en una hornada, al mismo tiempo, y crían a sus cachorros juntos de tal manera que es difícil determinar a quién pertenece cada uno. El tamaño de la carnada típica es de tres cachorros. El cuidado paterno de la carnada es compartido por igual entre los machos adultos de la manada. Las hembras jóvenes permanecen en la manada y reemplazan a las hembras viejas que mueren o se van. Los machos jóvenes son expulsados en la adolescencia. Cuando crecen vagan de manada en manada en grupos pequeños o a pares, y es poco probable que regresen a su familia original.

Empleando estas y otras conjeturas, se puede apreciar que sería posible computar una cifra promedio para el parentesco de dos individuos provenientes de una manada típica de leones. Bertram deduce la cifra de 0,22 para un par de machos escogidos al azar y 0,15 para un par de hembras. Es decir, los machos dentro de una manada tienen, como promedio, un parentesco levemente menos próximo que el de medios hermanos, y las hembras levemente más cercano que el de primas hermanas.

Ahora bien, cualquier par de individuos podrían ser, por supuesto, hermanos totales, pero Bertram carece de medios para saber esto, y sería una buena apuesta decir que los leones también lo ignoran. Por otra parte, las cifras promedio que Bertram estimó, son útiles para los leones mismos en cierto sentido. Si estas cifras son realmente típicas, como promedio, en una manada de leones, luego cualquier gen que predisponga a los machos a comportarse con otros machos como si fuesen casi medios hermanos tendría un valor de supervivencia positivo. Cualquier gen que exagerara su comportamiento e hiciese que los machos se comportasen de una manera amistosa más propia de la de los hermanos totales sería, en general, penalizada, como lo sería un gen por no mostrarse bastante amistoso, digamos al tratar a otros machos como primos segundos. Si los hechos de la vida de los leones fuesen como lo describe Bertram, y, como otro factor de igual importancia, si hubiese sido así durante un gran número de generaciones, entonces podríamos esperar que la selección natural habría favorecido un grado de altruismo propio del grado promedio de parentesco en una típica manada. A ello me refería cuando

dije que las estimaciones de parentesco de un animal y las de un buen naturalista podrían dar unos resultados más o menos iguales.[38]

Así llegamos a la conclusión de que el «verdadero» parentesco puede ser menos importante en la evolución del altruismo que la mejor *estimación* del parentesco que pueden obtener los animales. Este hecho es probablemente la clave para comprender por qué el cuidado paterno es mucho más común y más consagrado que el altruismo entre hermanos/hermanas en la naturaleza, y también por qué los animales pueden valorarse a sí mismos más elevadamente que a muchos hermanos. Resumiendo, lo que afirmo es que, además del índice de parentesco, debemos considerar un índice de «certeza». Aun cuando la relación entre padres e hijos no es más próxima, genéticamente, que la relación entre hermano y hermana, su certeza es mayor. Normalmente es posible estar más seguro de quienes son nuestros hijos que de quienes son nuestros hermanos. Y aún se puede estar más seguro de saber quién es uno mismo.

Hemos considerado a los tramposos al tratar de las aves marinas, y más habrá que decir sobre los mentirosos, los tramposos y los explotadores en los siguientes capítulos.

En un mundo en que los individuos están constantemente alerta para detectar oportunidades de explotar el altruismo de la selección de parentesco, y utilizarlo para sus propios fines, una máquina de supervivencia debe considerar en quién puede confiar, de quién puede estar realmente segura. *Si B* es realmente mi hermano menor, entonces debo cuidarlo dedicándole hasta la mitad de la consideración que tengo por mí mismo, y el mismo cuidado que le dedico a mi propio hijo. Pero, ¿puedo estar tan seguro de él como pueda estarlo de mi propio hijo? ¿Cómo puedo saber que es mi hermano pequeño?

Si C es mi gemelo idéntico, luego debería preocuparme por él el doble de lo que me preocupo por mis propios hijos, en realidad debería valorar tanto su vida como la mía.[39]

---

[38] La insistencia de Bertram en la selección de especie como motor principal de la cooperación en los leones ha sido cuestionado por C. Packer y A. Pusey. Estos investigadores afirman que. en muchas manadas, los dos leones machos no están relacionados. Packer y Pusey sugieren que el altruismo recíproco es, al menos, tan probable como la selección de parentesco como explicación de la cooperación en los leones. Probablemente ambas partes tienen razón. El capítulo XII subraya que esta reciprocación («esto por aquello») sólo puede darse si inicialmente puede reunirse un *quorum* de reciprocadores. Esto garantiza que un eventual compañero tiene una decente posibilidad de ser reciprocador. El parentesco es quizás la forma más obvia de que esto suceda. Naturalmente, los familiares tienden a parecerse, con lo que incluso si no se da la frecuencia crítica en la población general, puede darse dentro de la familia. Quizás la cooperación en los leones arrancó mediante los efectos de parentesco sugeridos por Bertram, y esto proporcionó las condiciones de reciprocación necesarias para favorecerla. El desacuerdo acerca de los leones sólo puede zanjarse con hechos, y los hechos, como siempre, sólo nos explican el caso particular, y no el argumento teórico general.

[39] Hoy se entiende de forma generalizada que un gemelo idéntico es teóricamente tan valioso para un individuo como éste lo es para sí mismo, siempre que haya garantía, realmente, que son idénticos. Lo que no se entiende de forma igualmente general es que sucede lo mismo con una madre de monogamia garantizada. Si un individuo sabe con seguridad que su madre seguirá produciendo hijos del propio padre y sólo hijos de éste, su

Pero, ¿puedo estar seguro de él? Ciertamente se parece a mí, pero podría ser que por casualidad compartiéramos los genes para rasgos faciales. No, no daré mi vida por él, porque aunque *es posible* que él lleve el 100% de mis genes, lo que yo *sé* con absoluta

---

madre es genéticamente tan valiosa para él como un gemelo idéntico, o como él mismo. Considérese a sí mismo como una máquina productora de hermanos (plenos), y a los hermanos plenos como seres genéticamente tan valiosos para usted como su propia descendencia. Por supuesto, esto deja a un lado todo tipo de consideraciones prácticas. Por ejemplo, la madre de usted es mayor que usted, aunque determinar si esto la hace mejor o peor que usted para la futura reproducción depende de circunstancias particulares; no podemos dar una regla general.

Este argumento supone que puede confiarse en que la madre de usted seguirá produciendo hijos de su propio padre, en cuanto seres distintos a los hijos de otros varones. La medida de la confianza depende del sistema de apareamiento de la especie. Si uno es miembro de una especie habitualmente promiscua no se puede esperar, obviamente, que la progenie de nuestra madre sean nuestros hermanos plenos. Incluso en condiciones idealmente monogámicas, hay una consideración aparentemente insoslayable que tiende a hacer de nuestra madre una opción peor que uno mismo. Nuestro padre puede morir. Aun con la mejor voluntad del mundo, si nuestro padre ha muerto difícilmente puede esperarse que nuestra madre siga produciendo hijos de él, ¿no?

Bien, de hecho sí puede. Las circunstancias en las que esto es posible tienen, obviamente, gran interés para la teoría de la selección del parentesco. Como mamíferos estamos acostumbrados a la idea de que el nacimiento sucede a la copulación tras un intervalo fijo y más bien corto. Un hombre puede ser padre a título póstumo, pero no después de haber fallecido hace más de nueve meses (excepto con la ayuda de la alta congelación en un banco de esperma). Pero hay varios grupos de insectos en los que la hembra almacena el esperma dentro de sí durante toda su vida, dejándolo salir para fertilizar los huevos año tras año, a veces muchos años después de muerto su compañero. Cualquier miembro de una especie que hace esto puede, potencialmente, tener toda la seguridad de que su madre continuará siendo una buena «opción genética». Una hormiga hembra sólo se aparea en un único vuelo de apareamiento, al comienzo de su vida. La hembra pierde entonces sus alas y no vuelve a aparearse jamás. Obviamente, en muchas especies de hormigas la hembra se aparea con varios machos en su vuelo de apareamiento. Pero los miembros de una de esas especies cuyas hembras son siempre monógamas, realmente pueden considerar a su madre como una opción genética al menos tan buena como lo es es para sí mismo. Lo bueno de ser una hormiga joven, en vez de un mamífero joven, es que no importa que el padre esté muerto (de hecho, casi con toda seguridad *está* muerto). Puede estar bastante segura de que el esperma de tu padre pervive después de su muerte, y que la madre puede seguir creando hermanos plenos para uno.

De ahí se sigue que, si nos interesamos por los orígenes evolutivos de la asistencia a los hermanos y de fenómenos como los insectos soldados, atenderemos con especial atención a aquellas especies en las que las hembras almacenan esperma durante su vida. En el caso de las hormigas, abejas y avispas existe, como se indica en el capítulo 10, una peculiaridad genética especial haplodiploidismo— que puede haberlas predispuesto a ser altamente sociables. Lo que yo argumento aquí es que el haplodiploidismo no es el único factor de predisposición. El hábito de almacenar esperma de por vida puede haber sido, al menos, tan importante. En condiciones ideales, puede hacer de una madre un ser genéticamente tan valioso, y tan merecedor de ayuda «altruista», como un gemelo idéntico.

certeza es que yo contengo el 100% de mis genes, de tal manera que para mí valgo más que él. Soy el único individuo del cual puede estar segura cualquiera de mis genes egoístas. Y aun cuando, idealmente, un gen para el egoísmo individual puede ser desplazado por un gen rival para salvar con altruismo al menos a un gemelo idéntico, dos hijos o hermanos, o al menos cuatro nietos, etc., el gen para el egoísmo individual posee la enorme ventaja de la *certeza* de la identidad individual. El gen rival del altruismo hacia los parientes corre el riesgo de cometer errores de identidad, ya sea por errores genuinamente accidentales, o dirigidos de forma deliberada por tramposos y parásitos. Debemos, por lo tanto, esperar en la naturaleza el egoísmo individual en un grado mayor del que pudiera predecirse por consideraciones de exclusivas relaciones genéticas. En muchas especies una madre puede estar más segura de su progenie de lo que puede estarlo su padre. La madre pone el huevo, visible y tangible, o porta a su hijo. Tiene una buena oportunidad de saber con certeza quiénes son los portadores de sus propios genes. El pobre padre es mucho más vulnerable al engaño. Por lo tanto, es de esperar que los padres se esfuercen menos que las madres en el cuidado de los hijos. Diremos que existen otras razones para esperar este tipo de comportamiento en el capítulo relativo a la batalla de los sexos (capítulo IX). De manera similar, las abuelas maternas pueden estar más seguras de sus nietos que las abuelas paternas, y podría esperarse que las primeras demostrasen un mayor grado de altruismo que las segundas. Ello se debe a que pueden estar seguras de los hijos de su hija, pero su hijo puede haber sido engañado. Los abuelos maternos están tan seguros de sus nietos como las abuelas paternas, ya que ambos pueden contar con una generación de certeza y una incierta. De manera similar, los tíos del lado materno debieran sentirse más interesados en el bienestar de los sobrinos y sobrinas que los tíos del lado paterno y, en general, debieran ser tan altruistas como lo sean las tías. En realidad, en una sociedad con un alto índice de infidelidad conyugal, los tíos maternos debieran ser más altruistas que los «padres» ya que ellos tienen más base de confianza en su parentesco con las criaturas. Saben que la madre de la criatura es por lo menos su media hermana. El «padre» legal no sabe nada. No conozco evidencia alguna que apoye estas predicciones, pero las ofrezco con la esperanza de que otros tengan, o puedan empezar a buscar, evidencias. Especialmente quizá los antropólogos sociales podrían tener cosas interesantes que decir.[40]

---

[40] Hoy esta observación me coloca en situación embarazosa. Desde entonces he aprendido que los antropólogos sociales no sólo tienen cosas que decir sobre el «efecto del hermano de la madre»: ¡muchos de ellos hace años que no hablan de nada más! El efecto que «predije» es un dato empírico en un gran número de culturas, conocido por los antropólogos desde hace décadas. Además, cuando sugerí la hipótesis específica de que «en una sociedad con un alto grado de infidelidad matrimonial, los tíos maternos deberían ser más altruistas que los "padres", pues tienen más motivos de confianza en su relación con el hijo», lamentablemente pasé por alto el hecho de que Richard Alexander ya había realizado la misma sugerencia (en reimpresiones posteriores de la primera edición del libro se insertó una nota a pie de página reconociéndolo así). La hipótesis ha sido contrastada, por el propio Alexander entre otros, utilizando recuentos cuantitativos de la literatura antropológica, con resultado favorable.

Retornando al hecho de que el altruismo paterno es más común que el altruismo fraterno, parece razonable explicar esto en términos de «problema de identificación». Pero ello no explica la asimetría fundamental en la relación misma entre padre e hijo. Los padres se preocupan más por los hijos que éstos por sus padres, aun cuando la relación genética es simétrica. Una razón que podríamos mencionar es que los padres se encuentran en una mejor posición práctica para ayudar a su prole, al ser más viejos y más competentes en el negocio de vivir. Aun cuando un bebé desease alimentar a sus padres, en la práctica no se encuentra bien equipado para hacerlo.

Existe otra asimetría en la relación padre e hijo que no es aplicable a la de hermano/hermana. Los hijos son siempre más jóvenes que sus padres. Esto a menudo, aunque no siempre, significa que tienen una mayor expectativa de vida. Como subrayé anteriormente, la expectativa de vida es una variable importante que, en el mejor de los mundos posibles, debería ser considerada en los «cálculos» de un animal cuando está «decidiendo» si comportarse de manera altruista o no. En una especie en la cual los hijos tienen una expectativa de vida mayor, como promedio, que los padres, cualquier gen que determine altruismo en los hijos estará actuando en desventaja. Estaría determinando un autosacrificio altruista en beneficio de individuos que están más próximos a la muerte debida a la avanzada edad que el mismo altruista. Un gen para altruismo paterno, por otra parte, tendría la ventaja correspondiente a los términos de expectativas de vida involucrados.

Se escucha, en ocasiones, que la selección por parentesco está muy bien en teoría, pero que existen pocos ejemplos que demuestren cómo opera en la práctica. Esta crítica sólo puede ser formulada por alguien que no comprenda lo que significa la selección por parentesco. La verdad es que todos los ejemplos de protección infantil y cuidado paterno y todos los órganos corporales a ello asociados, como las glándulas de secreción láctea, las bolsas marsupiales de los canguros y tantos otros, son ejemplos de cómo el principio de selección por parentesco opera en la naturaleza. Los críticos están, por supuesto, familiarizados con la muy difundida existencia del cuidado paterno, pero no comprenden que el cuidado paterno no constituye un mejor ejemplo de selección por parentesco que el altruismo entre hermanos/ hermanas. Cuando dicen que desean ejemplos, significan con ello que desean ejemplos distintos de los del cuidado paterno, y es cierto que tales ejemplos son menos comunes. He sugerido razones que podrían aclarar este punto. Podría haberme desviado de mi hipótesis principal y haber citado ejemplos de altruismo entre hermanos/hermanas —que son, en realidad, bastante numerosos—. Pero no deseo hacerlo porque podría contribuir a reforzar la idea equivocada (sostenida, como veremos más adelante, por Wilson) de que la selección natural se refiere, específicamente, a las relaciones que no son, precisamente, las de padres e hijos.

La razón por la cual este error se ha difundido es, en gran medida, histórico. La ventaja evolutiva del cuidado paterno es tan obvia que no necesitamos esperar hasta Hamilton para señalarla. Ha quedado bien comprendida a partir de Darwin. Cuando Hamilton demostró la equivalencia genética de otro tipo de relaciones y su significado evolutivo tuvo que recalcar, naturalmente, este otro tipo de relaciones. Especialmente, extrajo ejemplos de los insectos gregarios tales como las hormigas y las abejas, en las

cuales la relación entre hermana/hermana es particularmente importante, como podremos apreciar en un capítulo posterior. ¡Incluso he escuchado a gente decir que ellos pensaban que la teoría de Hamilton se aplicaba *solamente* a los insectos gregarios!

Si alguien desea no admitir que el cuidado paterno constituye un ejemplo de selección de parentesco en acción, es responsabilidad suya el formular una teoría general de selección natural que pronostique el altruismo paterno, pero que *no* pronostique el altruismo entre los parientes colaterales. Pienso que no lo logrará.

VII. PLANIFICACIÓN FAMILIAR

Es fácil comprender por qué algunas personas han pretendido separar el cuidado paterno de otros tipos de altruismo de selección de parentesco. El cuidado paterno parece ser una parte integral de la reproducción, mientras que, por ejemplo, el altruismo hacia un sobrino no lo es. Creo que en realidad aquí hay una importante distinción oculta, pero que la gente no ha apreciado correctamente cuál es la diferencia existente. Se ha colocado a un lado la reproducción y el cuidado paterno, y al otro todos los demás tipos de altruismo. Me agradaría hacer una distinción entre *traer nuevos individuos al mundo,* por una parte, *y preocuparse por los individuos ya traídos,* por la otra. Denominaré, respectivamente, a estas dos actividades, maternidad y cuidado de las criaturas. Una máquina de supervivencia individual debe adoptar dos tipos de decisiones totalmente diferentes, una respecto a los cuidados y otra respecto a la reproducción. Empleo el término decisión para referirme al móvil estratégico inconsciente. Las decisiones en cuanto al cuidado son de este tipo: «Existe una criatura; su grado de parentesco conmigo es tal y tal; sus probabilidades de muerte si yo no la alimento son tales; ¿lo alimentaré?» Las decisiones en cuanto a la reproducción son semejantes a éstas: «¿Daré, cualesquiera sean, los pasos necesarios para traer un nuevo ser al mundo?; ¿me reproduciré?» En cierto sentido tanto el cuidado como la reproducción están destinados a competir el uno con la otra por el tiempo de un individuo y otros recursos: es posible que el individuo tenga que hacer una elección: «¿Cuidaré a esta criatura o tendré otra?»

Según sean los detalles ecológicos de las especies, varias combinaciones de estrategias de cuidado y de reproducción pueden ser evolutivamente estables. Lo que no puede ser evolutivamente estable es una *estrategia puramente* de cuidado. Si todos los individuos se dedicaran a cuidar de las criaturas existentes hasta el extremo de no traer nuevos seres al mundo, la población rápidamente se vería invadida por individuos mutantes que se especializarían en la reproducción. El cuidado solamente puede ser evolutivamente estable corno parte de una estrategia mixta: al menos cierta reproducción debe proseguir.

Las especies con las cuales nos encontramos más familiarizados —los mamíferos y las aves— tienden a ser grandes cuidadores. La decisión de parir un nuevo hijo es seguida, normalmente, por la decisión de cuidarlo. Debido a que la gestación y el cuidado van, tan a menudo, juntos en la práctica, la gente ha confundido ambos términos. Desde el punto de vista de los genes egoístas no existe, según hemos visto, ninguna distinción, en principio, entre cuidar a un hermano menor o a un hijo pequeño. Ambas criaturas están por igual estrechamente emparentadas con el adulto que los cuida. Si se tuviera que elegir entre alimentar a la una o a la otra, no existen razones genéticas por las cuales se debiera escoger al propio hijo. Pero por otra parte no se puede, por definición, parir un hermano menor. Sólo se podrá cuidar de él cuando otra persona lo haya traído al mundo. En el capítulo precedente apreciarnos cómo las máquinas de supervivencia individuales,

idealmente, deberían decidir si comportarse de manera altruista o no con otros individuos que ya existen. En el presente capítulo analizaremos cómo deberían decidirse a traer o no nuevos individuos al mundo.

Sobre este punto, al cual me referí en el capítulo primero, ha versado principalmente la controversia sobre «selección de grupo». Ello se debe a que Wynne-Edwards, quien ha sido uno de los principales responsables de la promulgación de la idea de selección de grupo, lo hizo en el contexto de una teoría de «regulación de la población».[41] Presentó la hipótesis de que los animales individuales, de manera deliberada y altruista, reducen sus tasas de nacimiento en bien del grupo considerado en su conjunto.

Es una hipótesis muy atractiva, ya que encaja tan bien con lo que los humanos como individuos deberían hacer. La humanidad está procreando en demasía. El tamaño de la población depende de cuatro factores: nacimientos, muertes, inmigraciones y emigraciones.

Considerando la población mundial en su totalidad, no ocurren emigraciones ni inmigraciones, y sólo nos quedan los nacimientos y las defunciones. Mientras el número de hijos por pareja sea superior a dos sobrevivientes para reproducir, el número de criaturas que nazcan tenderá a incrementarse con los años en una proporción cada vez más acelerada. En cada generación, la población en lugar de aumentar en una cifra fija, aumenta más bien en algo similar a una proporción fija del tamaño que ya ha alcanzado.

---

[41] A Wynne-Edwards suele tratársele de forma más amable que a otros herejes académicos. Estando, como está, en un inequívoco error, se le acredita (aunque, personalmente, creo que se exagera la cuestión) haber incitado a pensar con más claridad sobre la selección. Él mismo realizó una magnánima retractación en 1978, cuando escribió:

En la actualidad hay consenso generalizado entre los teóricos de la biología en que no pueden idearse modelos creíbles por los que la lenta marcha de la selección de grupo pudiera superar la difusión mucho más rápida, de los genes egoístas que supone beneficios en eficacia biológica individual. Por lo tanto, acepto su opinión.

Por magnánima que pueda haber sido esta segunda formulación, desgraciadamente ha habido una tercera: en su último libro se echa atrás de su retractación.

La selección de grupo, tal y como la entendemos todos desde hace tiempo, está hoy más desacreditada aún entre los biólogos que cuando se publicó la primera edición de mi libro. Podían perdonarte por pensar lo contrario: ha surgido una generación, sobre todo en Norteamérica, que extiende el término «selección de grupo» como *confetti.* Se introduce en todos los casos que antes solían entenderse (y, para muchos de nosotros, se siguen entendiendo aún), de forma clara y directa, de otra forma, como por ejemplo por selección de parentesco. Supongo que es inútil molestarse demasiado por semejantes *parvenus* semánticos. No obstante, toda la cuestión de la selección de grupo quedó ya zanjada hace una década por John Maynard Smith y otros, y resulta irritante comprobar que ahora somos dos generaciones, así como dos naciones, divididas sólo por un lenguaje común. Resulta especialmente desafortunado que los filósofos, que ahora se incorporan, tardíamente, a este campo, hayan comenzado confundidos por este reciente capricho terminológico. Recomiendo el ensayo de Alian Grafen «Selección natural, selección de parentesco y selección de grupo» como clarificación precisa, y espero que ahora, definitivamente, salgamos del neoproblema de la selección de grupo.

Desde el momento en que el tamaño mismo está aumentando, la proporción del incremento aumenta proporcionalmente. Si se permitiera que este tipo de crecimiento continuase libremente, la población alcanzaría proporciones astronómicas en un plazo sorprendentemente corto.

De paso aprovecharemos para mencionar el hecho de que un elemento aún no apreciado por la gente que se preocupa por los problemas demográficos es que el crecimiento de una población depende de *cuándo* la gente tenga a sus hijos, tanto como de cuántos pueda tener. Desde el momento en que las poblaciones tienden a aumentar en una determinada proporción *por generación,* se deduce que si se espacian más las generaciones, la población aumentará a un ritmo más lento por año. Las pancartas que rezan «Detente a los dos» bien podrían ser reemplazadas por otras que recomendasen «Comienza a los treinta». En todo caso, un crecimiento demográfico acelerado plantea serios problemas.

Probablemente todos conocemos ejemplos de los cálculos sorprendentes que han sido utilizados para que la gente tome conciencia de este problema. Citemos uno: la población actual de América Latina es, aproximadamente, de 300 millones de personas y en el presente ya muchas de ellas se encuentran subalimentadas. Pero si la población continuara aumentando en la proporción actual, se tardaría menos de 500 años para alcanzar el punto en que la gente, apiñada de pie, formaría una sólida alfombra humana sobre el área total del continente. Esto es un hecho, aun suponiendo que estuvieran muy delgados —hipótesis bastante real—. En un plazo de 1.000 años estarían de pie unos sobre los hombros de otros con una profundidad de un millón. En 2.000 años, la montaña de gente, remontándose a la velocidad de la luz, habría alcanzado el límite del universo conocido.

No habrá escapado al lector que estos cálculos son hipotéticos. No sucedería así por algunas razones prácticas. Los nombres asignados a dichas razones son, hambre, plagas, guerra, etc.; *o,* si somos afortunados, control natal. No sirve apelar a los avances logrados en la ciencia de la agricultura: «la revolución verde» y similares. El incremento de la producción alimenticia puede aliviar, temporalmente, el problema, pero es un hecho matemáticamente cierto que no puede ser una solución a largo plazo; en realidad, al igual que los avances médicos que han contribuido a precipitar la crisis, probablemente empeore el problema, al acelerar el índice de expansión demográfica. Constituye una verdad lógicamente simple que, al carecer de emigración masiva al espacio, con cohetes que partan a razón de varios millones por segundo, el índice de natalidad incontrolada tiene que conducir a un índice de mortalidad horriblemente alto. Es difícil de concebir que esta verdad tan simple no sea comprendida por aquellos dirigentes que prohíben a sus seguidores utilizar efectivos métodos anticonceptivos. Expresan su preferencia por métodos «naturales» de limitación demográfica, y un método natural es exactamente lo que van a obtener. Se llama muerte por inanición.

La inquietud que tales cálculos a largo plazo provocan se basa en la preocupación por el bienestar futuro de nuestra especie considerada en su conjunto. Los humanos (algunos de ellos) tienen la consciente prudencia de prever las consecuencias desastrosas de un exceso de población. La hipótesis básica del presente libro plantea que las

máquinas de supervivencia, en general, están guiadas por genes egoístas, y que no se puede esperar de ellos, ciertamente, que vean el futuro, ni que tengan presente en su corazón el bienestar de toda la especie. Aquí es donde difiere Wynne-Edwards de las teorías evolutivas ortodoxas. Él piensa que existe un medio por el cual el genuino altruismo de control natal puede evolucionar.

Un punto que no se subraya en los escritos de Wynne-Edwards o en la difusión que hizo Ardrey de sus puntos de vista, es que existe un gran número de hechos acordados o establecidos que no están en disputa. Es un hecho obvio que las poblaciones de animales salvajes no se incrementan en las proporciones astronómicas de que son, teóricamente, capaces. En ocasiones, las poblaciones de animales salvajes permanecen relativamente estables, y los índices de natalidad y de mortalidad se mantienen más o menos iguales. En muchos casos —los ratones de Noruega o *lemmings* son un famoso ejemplo de ello— la población fluctúa ampliamente, con violentas explosiones demográficas alternadas con descensos violentos que casi amenazan con su extinción. Ocasionalmente el resultado puede ser la extinción total, por lo menos en lo que respecta a la población de un área local. En ocasiones, como es el caso del lince canadiense —cuyos cálculos estimativos se obtienen del número de pieles vendidas por la *Hudson's Bay Company* en años sucesivos—, la población parece oscilar rítmicamente. Lo único que no puede suceder en las poblaciones animales es que continúen creciendo de forma indefinida.

Los animales salvajes casi nunca mueren por edad avanzada. El hambre, las enfermedades o los animales predadores acaban con ellos mucho antes de que se tornen realmente seniles. Hasta hace poco tiempo, esto también era aplicable al hombre. La mayoría de los animales mueren en la niñez, muchos de ellos no llegan a superar la etapa embrionaria. El hambre y otras causas mortales son las razones últimas de por qué una población no puede incrementarse indefinidamente. Por lo que hemos podido apreciar basándonos en nuestra propia especie, no hay una razón valedera de por qué siempre tendrá que suceder de tal manera. Sólo con que los animales regularan su *índice de natalidad,* no tendría por qué producirse la muerte por inanición. Según la tesis de Wynne-Edwards, eso es exactamente lo que ellos hacen. Pero aun aquí se provoca un desacuerdo menor de lo que pudiera suponerse al leer su libro. Los partidarios de la teoría del gen egoísta estarán de acuerdo en que los animales *efectivamente* regulan su índice de natalidad. Y ciertas especies determinadas tienden a conservar un grupo o carnada de un número bastante regular; ningún animal tiene un número indefinido de hijos. El desacuerdo se produce no sobre el punto de *si* el índice de natalidad está reglamentado, sino sobre *por qué* lo está: ¿mediante qué proceso de selección natural se ha desarrollado la planificación familiar? En pocas palabras, el desacuerdo se centra en torno a si el control natal animal es altruista, practicado por el bien del grupo considerado en su conjunto; o egoísta, practicado por el bien del individuo que efectúa la reproducción. Trataré ambas teorías en orden.

Wynne-Edwards supuso que los individuos tienen menos hijos de los que son capaces de tener, en beneficio del grupo considerado como tal. Reconoció que la selección natural normal no puede, de manera alguna, dar origen a que tal altruismo evolucione: la selección natural de índices de reproducción inferiores al promedio es, a

primera vista, una contradicción en cuanto a los términos. Invocó, por lo tanto, la selección de grupos, según vimos en el capítulo primero. De acuerdo a lo expresado por él, los grupos cuyos miembros individuales restringen su propio índice de natalidad, tienen menos posibilidades de extinguirse que los grupos rivales cuyos miembros individuales se reproducen a tal velocidad que ponen en peligro el abastecimiento de alimentos. Por lo tanto, el mundo se ve poblado por grupos de reproductores controlados. La restricción individual que Wynne-Edwards sugiere se asemeja, en un sentido general, al control de natalidad, pero él es más específico que lo que dicho término implica y, en efecto, elucubra un gran concepto en el cual toda la vida social es considerada como un mecanismo de regulación de la población. Por ejemplo, dos características principales de la vida social en diversas especies de animales son la *territorialidad* y *las jerarquías dominantes,* ya mencionadas en el capítulo V.

Muchos animales dedican una gran cantidad de su tiempo y energía a «defender» aparentemente un área de terreno que los naturalistas denominan territorio. El fenómeno se encuentra muy extendido en el reino animal, no sólo entre las aves, mamíferos y peces sino también entre los insectos y aun entre las anémonas de mar. Dicho territorio puede ser una gran área de bosque que constituya la principal fuente de forraje de una pareja que se encuentra criando a sus cachorros o crías, como en el caso de los petirrojos. O en el caso de las gaviotas, por ejemplo, puede tratarse de un área que no contenga alimentos pero en cuyo centro se encuentre situado su nido. Wynne-Edwards cree que cuando los animales luchan por un territorio lo hacen por un premio *simbólico* más bien que por un premio real, cómo podría ser un bocado de alimento. En muchos casos las hembras rehúsan aparearse con machos que no posean un territorio. Sucede a menudo que una hembra cuyo compañero ha sido derrotado y, como consecuencia de ello, su territorio ha sido conquistado, se une rápidamente al vencedor. Aun en especies monógamas aparentemente fieles, una hembra puede estar unida al territorio de un macho más que a él personalmente.

Si la población crece demasiado, algunos individuos se verán privados de territorio y, por lo tanto, no procrearán. Así, ganar un territorio es, para Wynne-Edwards, como obtener un vale o una licencia para procrear. Como sea que existe un número finito de territorios disponibles, también es finito el número de licencias concedidas. Los individuos pueden luchar para determinar quién obtiene dichas licencias, pero el número total de criaturas que la población puede tener, considerada en su conjunto, es limitado por el número de territorios disponibles. En ciertos casos, como en los urogallos rojos, los individuos parecen, a primera vista, adoptar una actitud moderada, pues los que no pueden ganar un territorio no sólo no procrean sino que, además, parecen renunciar a la lucha para obtener ese territorio. Parece como si todos aceptasen las reglas del juego: si a fines de la temporada de competición, no has conseguido uno de los vales oficiales para procrear, voluntariamente debes abstenerte de ello y no molestar a los afortunados durante la temporada de cría, de manera que puedan continuar propagando la especie.

Wynne-Edwards interpreta, de manera similar, las jerarquías dominantes. En muchos grupos de animales, especialmente los que se encuentran en cautividad, pero también, en algunos casos, los que se encuentran en estado salvaje, los individuos

aprenden a conocer la identidad de cada uno y saben a quién pueden vencer en la lucha y quién los vencerá a menudo. Como vimos en el capítulo V, tienden a someterse sin lucha a los individuos que, según ellos «saben», tienen probabilidades de derrotarlos de todas maneras. Como resultado, un naturalista puede describir una jerarquía dominante o la ley del más fuerte, orden jerárquico de la sociedad en el cual todo el mundo sabe el puesto que le corresponde y no se hace ilusiones respecto a su ubicación. Por supuesto se producen algunas luchas verdaderamente graves y encarnizadas, y en ciertas ocasiones los individuos pueden lograr promociones sobre sus antiguos jefes inmediatos. Pero, como vimos en el capítulo V, el efecto general de la sumisión automática por parte de individuos que se encuentran clasificados en un rango inferior, se aprecia en las escasas luchas prolongadas que tienen lugar y rara vez ocurre que los contendientes resulten gravemente heridos.

Mucha gente piensa que esto es «algo positivo» en un sentido vagamente relacionado con la selección de grupo. Wynne-Edwards ofrece una interpretación mucho más atrevida. Los individuos que ocupan una alta jerarquía tienen más posibilidades de procrear que los que ocupan una posición más baja, ya sea porque son preferidos por las hembras o porque físicamente impiden que los machos que se encuentran en una posición inferior se acerquen a las hembras. Wynne-Edwards ve en la alta posición social otro vale o título que da derecho a la reproducción. En vez de luchar directamente por las hembras, los individuos luchan por adquirir una posición social, y luego aceptan que si no logran alcanzar un puesto alto en la escala social no tienen derecho a procrear. Se reprimen en las situaciones en que hay hembras directamente implicadas, aunque de vez en cuando intenten de nuevo obtener una posición más elevada, pudiendo decirse, por lo tanto, que compiten *indirectamente* por las hembras. Al igual que en el caso del comportamiento territorial, el resultado de esta «aceptación voluntaria» de la regla según la cual sólo aquellos individuos que logren un alto nivel social podrán reproducirse, es, según Wynne-Edwards, la causa de que la población no crezca a un ritmo demasiado acelerado. En vez de tener demasiadas criaturas y luego descubrir por la vía dura que fue un error, las poblaciones emplean competencias formales sobre niveles a alcanzar y territorios a adquirir como un medio de limitar su tamaño a un nivel levemente inferior a aquel en que empezarían a producirse muertes por inanición.

Una de las ideas más sorprendentes de Wynne-Edwards quizá sea la del comportamiento *epidéitico,* término por él acuñado. Muchos animales pasan largo tiempo reunidos en hatos, rebaños o cardúmenes. Han sido sugeridas varias razones, más o menos dictadas por el sentido común, de por qué tal comportamiento gregario pudo ser favorecido por la selección natural, y en el capítulo X me referiré a algunas de ellas. La idea de Wynne-Edwards es del todo diferente. Propone que cuando las enormes bandadas de estorninos se reúnen al atardecer, o cuando multitudes de jejenes danzan en torno a un pilar, están efectuando un censo de su población. Puesto que él supone que los individuos restringen su índice de natalidad en interés del grupo considerado en su conjunto, y procrean menos cuando la densidad de la población es alta, es razonable suponer que tendrán algún medio de medir dicha densidad. Así de perfecto: un termostato requiere un termómetro como parte integral de su mecanismo. Para Wynne-Edwards, el

comportamiento epidéitico consiste en la agrupación deliberada para facilitar una estimación en cuanto al tamaño de la población. No sugiere una estimación consciente de la población sino un mecanismo automático, nervioso u hormonal, que relacione la percepción sensorial, por parte de los individuos, de la densidad de su población con sus sistemas de reproducción.

He tratado de presentar correctamente la teoría de Wynne-Edwards, aunque de manera bastante breve. Si lo he logrado, los lectores deben de estar persuadidos de que, a primera vista, es bastante verosímil. Pero los primeros capítulos del presente libro lo habrán preparado para adoptar una actitud más bien escéptica, hasta el punto de decir que, no importa cuan verosímil pueda parecer, lo que conviene a la teoría de Wynne-Edwards es que la prueba sea buena, pues de lo contrario... Y, por desgracia, la prueba no es buena. Consiste en un gran número de ejemplos que podrían ser interpretados de tal manera que la apoyen, pero que igualmente podrían ser interpretados según la más ortodoxa teoría del gen egoísta.

Aunque él nunca utilizara tal nombre, el arquitecto jefe de la teoría del gen egoísta de la planificación familiar fue el gran ecólogo David Lack. Trabajó especialmente sobre el tamaño de las nidadas de los pájaros salvajes, pero sus teorías y conclusiones tienen el mérito de ser de aplicación general. Cada especie de las aves tiende a tener un tamaño de nidada típico. Los alcatraces y las aves marinas de la familia de las alcas, por ejemplo, incuban un huevo cada vez; los vencejos, tres y los grandes paros, media docena o más. Existe una variación en esto: algunos paros ponen sólo dos huevos a la vez, y los grandes paros pueden poner doce. Es razonable suponer que el número de huevos que pone e incuba una hembra se encuentra, por lo menos en parte, bajo control genético, como cualquier otra característica. Lo que quiere decir que puede haber un gen para poner dos huevos, un rival o alelo para poner tres, otro alelo para poner cuatro, etc., aun cuando en la práctica es improbable que sea tan sencillo como todo esto. Ahora bien, la teoría del gen egoísta nos exige cuestionarnos respecto a cuál de estos genes llegará a ser más numeroso en el acervo génico. Considerado superficialmente podría parecer que los genes para poner cuatro huevos estarían destinados a estar en ventaja sobre los genes para poner tres huevos o dos. No obstante, un momento de reflexión nos enseña que este simple argumento de «más significa mejor» no puede ser cierto. Induce a la expectativa de que cinco huevos serían mejor que cuatro, diez serían aún mejor y 100 todavía mejor, y una infinidad sería lo mejor de todo. En otras palabras, lleva, lógicamente, al absurdo. Existen *costos,* obviamente, al igual que beneficios al poner una gran cantidad de huevos. Al aumentar el número de polluelos que cuidar se tendrá que pagar, inevitablemente, con una menor eficacia en el cuidado. El punto esencial que destaca Lack es que para cada especie dada, en una situación ambiental determinada, debe haber un tamaño óptimo de nidada. Difiere de Wynne-Edwards en su respuesta a la interrogante de «óptimo bajo qué punto de vista». Wynne-Edwards diría que la cantidad óptima importante, a la cual todos los individuos deberían aspirar, es la cantidad óptima para el grupo considerado en su conjunto. Lack diría que cada individuo egoísta escoge el tamaño de nidada que eleva al máximo el número de criaturas que cría. Si tres es la cantidad óptima de tamaño de nidada para los vencejos, ello significa, para Lack, que cualquier individuo que trate de

criar cuatro terminará, probablemente, con menos crías que su rival, más cauteloso, que sólo intentó criar tres. La razón obvia para dicho resultado sería que el alimento, al ser repartido entre cuatro polluelos, resultaría tan escaso que pocos de ellos lograrían sobrevivir hasta la edad adulta. Esta razón sería valedera tanto para la distribución original de la yema a los cuatro huevos, como para el alimento dado a los polluelos después de haber empollado. De acuerdo con lo afirmado por Lack, por lo tanto, los individuos controlan el tamaño de la nidada por razones que nada tienen que ver con el altruismo. No están practicando el control de natalidad con el fin de evitar explotar en demasía los recursos del grupo, sino de aumentar al máximo el número de criaturas supervivientes en relación al número existente, objetivo que es justamente lo opuesto de lo que normalmente asociamos al término control de natalidad.

El hecho de criar polluelos de pájaros es un negocio muy costoso. La madre debe invertir una gran cantidad de alimento y energía para fabricar los huevos. Posiblemente con la ayuda de su compañero invierta un gran esfuerzo al construir un nido que contenga a sus huevos y los proteja. Los padres se pasan semanas sentados pacientemente sobre los huevos. Luego, cuando los polluelos salen del cascarón, los padres trabajan casi hasta la extenuación para llevarles el alimento, casi de manera ininterrumpida y sin tomarse descanso. Como ya hemos visto, un padre de la especie de gran paro lleva, como promedio, un bocado de alimento al nido cada 30 segundos de luz diurna. Los mamíferos como nosotros lo hacemos de una manera algo diferente, pero la idea básica de que la reproducción es asunto costoso, especialmente para la madre, no deja de ser cierta. Es obvio que si una madre intenta estirar sus limitados recursos de alimentos y esfuerzos entre demasiados hijos, terminará criando menos que si se hubiese limitado a unas ambiciones más modestas. Ella debe hacer un balance entre la reproducción y el cuidado. La cantidad total de alimentos y otros recursos que una hembra individual o una pareja pueda reunir es el factor limitativo determinante respecto al número de hijos que pueden criar. La selección natural, de acuerdo a la teoría de Lack, adapta el tamaño inicial de la nidada (carnada, etc.) de manera que se obtenga el máximo de ventajas sobre estos recursos limitados.

Los individuos que tienen demasiados hijos son penalizados, no porque toda la población se extinga, sino simplemente porque pocos de sus hijos sobrevivirán. Los genes para tener muchos hijos no pasan, simplemente, a la siguiente generación en un número considerable, ya que pocas de las criaturas que portan dichos genes alcanzan la edad adulta. Lo que ocurre con el hombre moderno civilizado es que el tamaño de las familias ya no se ve limitado por los recursos finitos que los padres pueden proveer. Si un matrimonio tiene más hijos que los que puede alimentar, el Estado, lo que significa el resto de la población, interviene y mantiene al excedente de niños con vida y salud. No hay, en realidad, nada que detenga a una pareja que carezca de recursos materiales para que tenga y críe tantos hijos como la mujer pueda físicamente procrear. Pero el Estado benefactor es algo muy poco natural. En la naturaleza, los padres que tienen más hijos de los que pueden mantener no tienen muchos nietos y sus genes no son transmitidos a futuras generaciones. No hay *necesidad* de una restricción altruista del índice de natalidad, ya que no existe un Estado benefactor en la naturaleza. Cualquier gen que

tienda a ser demasiado indulgente es rápidamente penalizado: los hijos que contienen tal gen se mueren de hambre. Desde el momento en que nosotros, los humanos, no deseamos retornar a las antiguas costumbres egoístas por las que permitíamos que los niños de familias muy numerosas murieran de inanición, hemos abolido la familia como unidad de autosuficiencia económica y la hemos sustituido por el Estado. Pero no se debe abusar del privilegio de ayuda garantizada a los niños.

La anticoncepción es, en ocasiones, atacada como algo «artificial», «desnaturalizado». En efecto, es muy inhumana. El problema radica en que también lo es el Estado benefactor. Pienso que muchos de nosotros creemos que un Estado benefactor es altamente deseable. Pero no puede tenerse un Estado benefactor artificial o desnaturalizado a menos que también se cuente con un control de natalidad igualmente desnaturalizado, de otra forma el resultado final será una calamidad aún mayor que la que se alcanza en la naturaleza. El Estado benefactor es, quizá, el sistema más altruista que el reino animal jamás ha conocido. Pero cualquier sistema altruista es, inherentemente, inestable, ya que está sujeto al abuso por parte de individuos egoístas, dispuestos a explotarlo. Los individuos humanos que tienen más hijos que los que son capaces de criar son probablemente demasiado ignorantes en la mayoría de los casos para ser acusados de una explotación malévola consciente. Las instituciones poderosas y los líderes que deliberadamente los estimulan a actuar así, me parecen menos libres de sospecha.

Retornando a los animales salvajes, el argumento del tamaño de la nidada de Lack puede ser generalizado y aplicado a todos los otros ejemplos que utiliza Wynne-Edwards, como los de comportamiento territorial, jerarquías dominantes, etc. Tomemos el caso del urogallo rojo en el cual trabajaron él y sus colegas. Estos pájaros comen brezo común y parcelan los brezales en territorios que contienen, aparentemente, más alimento del que los dueños del territorio necesitan en realidad. A comienzos de la temporada luchan por los territorios, pero al poco tiempo los perdedores parecen aceptar su derrota y abandonan la lucha. Se convierten en desterrados que nunca logran conseguir un territorio, y al terminar la estación casi han muerto de hambre. Sólo los que son dueños de un territorio procrean. El hecho de que los desterrados sean físicamente capaces de reproducirse queda demostrado cuando, al ser cazado el dueño de un territorio, su lugar pronto es ocupado por uno de los desterrados, que entonces procrea. La interpretación de Wynne-Edwards de este comportamiento extremo en cuanto al territorio es, según hemos visto, que los desterrados «aceptan» el fracaso de no haber conseguido un vale o licencia para procrear; por lo tanto, no intentan hacerlo.

A primera vista, parece un extraño ejemplo para ser explicado por la teoría del gen egoísta. ¿Por qué no tratan los desterrados, una y otra vez, de desalojar al dueño de un territorio hasta morir de agotamiento? Parecería que nada tienen que perder. Pero, si bien se mira, tal vez sí tengan algo que perder. Ya hemos visto que si el dueño de un territorio muere, un desterrado tiene la oportunidad de tomar su lugar y, por lo tanto, de procrear. Si las probabilidades para que un desterrado logre un territorio de esta forma, son mayores que las probabilidades de obtenerlo mediante la lucha, luego debe compensarle, como individuo egoísta, aguardar con la esperanza de que alguien muera, antes que malgastar la poca energía que tiene en una lucha inútil. Para Wynne-Edwards el papel

desempeñado por los desterrados en el bienestar del grupo es esperar entre bastidores como actores suplentes, listos para reemplazar a cualquier dueño de territorio que muera en el escenario principal de la reproducción de grupo. Podemos comprender ahora que ésta, también, puede ser su mejor estrategia al actuar exclusivamente como individuos egoístas. Como vimos en el capítulo IV, podemos considerar a los animales como jugadores.

La mejor estrategia para un jugador puede, en ocasiones, ser una estrategia de aguardar y esperar, más que una estrategia similar a la de un toro frente a un portón.

De igual manera, los muchos otros casos en que los animales parecen «aceptar» pasivamente su situación de no reproductores pueden ser explicados con bastante facilidad por la teoría del gen egoísta. La forma general de explicación es siempre la misma: la mejor apuesta individual es abstenerse por el momento, con la esperanza de obtener mejores oportunidades en el futuro. Una foca que no molesta a los dueños de harenes, no lo hace para beneficiar al grupo. Está esperando su oportunidad, aguardando un momento más propicio. Aun cuando tal momento nunca llegue y termine sus días sin descendencia, el juego *podría* proporcionar ganancias, aunque retrospectivamente nos demos cuenta de que no fue así. Y cuando los ratones de Noruega se desplazan en un flujo de millones del centro de una explosión demográfica, no lo hacen con el fin de reducir la densidad del área que abandonan sino que buscan —cada uno de los seres egoístas que se movilizan— un lugar menos poblado en el cual vivir. El hecho de que alguno en particular falle en su intento y muera es algo que sólo podemos apreciar una vez transcurrido el fenómeno.

Es un hecho bien documentado que un exceso de población reduce, en ocasiones, el índice de natalidad. A veces, ello es considerado como evidencia que respalda la teoría de Wynne-Edwards. No es nada por el estilo. Es compatible con su teoría y también lo es, en igual medida, con la teoría del gen egoísta. Por ejemplo, en un experimento los ratones fueron situados en un recinto al aire libre con bastantes alimentos y se les permitió reproducirse libremente. La población creció hasta un determinado punto y luego se niveló. La razón de ello resultó ser que las hembras se volvieron menos fértiles como consecuencia del exceso de población: tuvieron menos hijos. A menudo se ha informado de este tipo de hechos. Su causa inmediata ha sido, a menudo, denominada «tensión», aun cuando otorgarle un nombre como éste no ayuda a explicar el fenómeno. En todo caso, cualquiera que sea la causa inmediata, todavía debemos cuestionarnos sobre su explicación última o evolutiva. ¿Por qué la selección natural favorece a las hembras que reducen su índice de natalidad cuando la población a la que pertenecen ha crecido en exceso?

La respuesta de Wynne-Edwards es clara. La selección de grupo favorece a los grupos en que las hembras calibran la población y adaptan a ella sus índices de natalidad de tal manera que los abastecimientos de alimentos no sean explotados en exceso. En el caso del experimento que acabamos de señalar, sucedió que el alimento nunca escaseó, ni podía escasear, pero las ratas no podían percatarse de ello. Están programadas para la vida en la naturaleza y es probable que bajo las condiciones naturales una superpoblación sea un indicativo fiable de hambre futura.

¿Qué nos dice la teoría del gen egoísta? Casi exactamente lo mismo, pero con una diferencia crucial. Se recordará que, según Lack, los animales tenderán a tener el número óptimo de hijos desde su propio punto de vista egoísta. Si procrean muy pocos o demasiados, terminarán criando un menor número que si hubiesen acertado la cantidad correcta. Ahora bien, «la cantidad correcta» podría ser un número menor en un año en que existe un exceso de población, que en otro en que la población es escasa. Ya hemos convenido en que un exceso de población puede presagiar hambre. Obviamente, si a una hembra se le ofrecen evidencias fiables de que se puede presentar el hambre, en beneficio de su propio interés egoísta reducirá su índice de alumbramientos. Las rivales que no respondan a las señales de advertencia y no actúen de acuerdo a ellas terminarán criando menos hijos, aun cuando, en realidad, procreen más. Concluimos, por consiguiente, con una deducción casi exactamente igual, pero llegamos a ella por un tipo de razonamiento evolutivo del todo diferente.

La teoría del gen egoísta no tiene problemas ni siquiera con los «despliegues epidéiticos». Se recordará que Wynne-Edwards presentó su hipótesis de que los animales, de manera deliberada, se exhibían juntos formando grandes multitudes con el fin de facilitar a todos los individuos el llevar un censo y regular su índice de natalidad de acuerdo a sus resultados. No existe evidencia directa de que alguna agregación sea, en realidad, epidéitica, pero supongamos que se hallaran pruebas concretas. ¿Le restaría ello validez a la teoría del gen egoísta? En absoluto.

Los estorninos descansan juntos en números considerables. Supongamos que se demostrara que no sólo el exceso de población en invierno reduce la fertilidad en la siguiente primavera, sino que ello se debe también directamente a que los pájaros escuchan las llamadas emitidas por cada cual. Podría quedar demostrado, de manera experimental, que los individuos expuestos a una grabación de un lugar de descanso de estorninos muy ruidosos ponían una cantidad menor de huevos que aquellos expuestos a una grabación de un lugar de descanso de estorninos más tranquilo y menos poblado. Ello indicaría, por definición, que las llamadas de los estorninos constituían un despliegue epidéitico. La teoría del gen egoísta lo explicaría de una manera bastante similar a como trató el caso de los ratones.

Partiremos, nuevamente, de la suposición de que los genes para tener una familia más numerosa de la que se puede mantener son, automáticamente, penalizados y se tornan menos numerosos en el acervo génico. La tarea para una ponedora eficiente sería predecir cuál va a ser el tamaño óptimo de la nidada para ella, como individuo egoísta, en la próxima temporada de reproducción. Se recordará del capítulo IV el sentido especial en que empleamos el término predicción. Ahora bien, ¿cómo puede un ave hembra predecir el tamaño óptimo de su nidada? ¿Qué variables influirían su predicción? Es posible que muchas especies efectúen una predicción fija, que no varíe de un año a otro. Así, el tamaño promedio óptimo para una nidada de alcatraz es uno. Es posible que en algunos años desusadamente abundantes en peces, el tamaño óptimo de nidada para un individuo se eleve temporalmente a dos huevos. Si no hay forma de que los alcatraces sepan por adelantado si un determinado año va a ser muy abundante en peces, no

podemos esperar que las hembras individualmente corran el riesgo de gastar sus recursos en dos huevos, lo que dañaría su éxito reproductivo en un año normal.

Pero puede haber otras especies, quizá la de los estorninos, en la cual es posible, en principio, predecir en invierno si la próxima primavera va a producir una buena cosecha de algún recurso alimenticio determinado. La gente campesina tiene numerosos dichos o refranes que sugieren que ciertos indicios, tales como la abundancia de frutos de acebo, pueden presagiar buen tiempo en la primavera que se avecina. Sean o no ciertos estos cuentos de buenas viejecillas, es lógicamente posible que existan tales indicios y que un buen profeta pueda, en teoría, ajustar el tamaño de su nidada, año a año, para obtener las mayores ventajas. Los frutos del acebo pueden ser o no factores de predicción, pero, al igual que en el caso de los ratones, parece bastante probable que la densidad de la población constituya un buen índice. Una hembra de estornino puede, en principio, saber que cuando llegue el tiempo de alimentar a sus crías en la siguiente primavera, tendrá que competir por el alimento con rivales de la misma especie. Si ella puede, de alguna manera, estimar la densidad local de su propia especie en invierno, tendrá un medio poderoso de predecir cuan difícil le será obtener el alimento necesario para sus polluelos en la próxima primavera. Si encuentra que la población en invierno es especialmente alta, la política prudente a seguir, considerada desde su propio punto de vista egoísta, sería poner relativamente pocos huevos: su estimación del tamaño óptimo de su nidada se habrá reducido.

Ahora, desde el momento en que se convierta en una realidad que los individuos reducen el tamaño de su nidada en base a su estimación de la densidad de la población, será ventajoso para cada uno de los individuos egoístas pretender ante los rivales que la población es densa, sea ello cierto o no. Si los estorninos estiman el tamaño de la población por el volumen de ruido en un sitio de descanso en invierno, compensará a cada individuo el emitir un sonido tan agudo como le sea posible, con el fin de que se escuche como dos estorninos en lugar de uno. Esta idea de que los animales simulan ser varios a la vez fue sugerida, en otro contexto, por J. R. Krebs y es denominada *Beau Geste Effect,* aludiendo a la novela en que se emplea una táctica similar por una unidad de la Legión Extranjera francesa. La idea, en nuestro caso, es intentar inducir a los estorninos que se encuentran en la vecindad a reducir *su* tamaño de nidada a un nivel inferior al óptimo verdadero. Si eres un estornino que logras hacerlo así, sacarás ventaja de tu egoísmo, pues con ello estás reduciendo el número de individuos que no portan tus genes. Concluyo, por lo tanto, que la idea de Wynne-Edwards sobre los despliegues epidéiticos puede ser, en realidad, una buena idea. Puede que siempre tuviera razón, pero con razones equivocadas. De manera más general, el tipo de hipótesis similar a la de Lack es bastante poderosa para representar en términos de gen egoísta, toda la evidencia que parecería respaldar la teoría de la selección de grupo, siempre que se presentara tal evidencia.

La conclusión a que hemos llegado en el presente capítulo es que los padres individuales practican la planificación familiar, en el sentido de que perfeccionan su índice de natalidad en vez de limitarlo para el bien público. Intentan potenciar al máximo el número de hijos sobrevivientes que tengan, y ello significa no tener muchos ni pocos.

Los genes que hacen que un individuo tenga demasiados hijos tiende a no persistir en el acervo génico, debido a que los hijos que contienen tales genes presentan la tendencia a no sobrevivir hasta la edad adulta.

Todo ello en lo que respecta a las consideraciones cuantitativas del tamaño familiar.

Llegamos ahora a los conflictos de intereses dentro de las familias. ¿Compensará siempre a la madre tratar a todos sus hijos de igual manera, o acaso podría tener favoritos? ¿Debería la familia funcionar como un todo cooperativo único, o debemos suponer egoísmo y engaño aun dentro de la familia? ¿Trabajarán todos los miembros de una familia para lograr el grado óptimo, o «estarán en desacuerdo» acerca de cuál es dicho grado óptimo? Son éstas las preguntas que intentaremos contestar en el siguiente capítulo. El problema relativo a si existe o puede existir un conflicto de intereses entre los machos, lo pospondremos hasta el capítulo IX.

VIII. LA BATALLA DE LAS GENERACIONES

Empecemos por abordar la primera de las preguntas planteadas al final del capítulo anterior. ¿Debería una madre tener favoritos o debiera comportarse de una forma igualmente altruista hacia todos sus hijos? A riesgo de resultar aburrido, debo nuevamente intercalar mi habitual advertencia. El término «favorito» no implica connotaciones subjetivas y la palabra «debería» no lleva implícitas connotaciones morales. Trato a la madre como a una máquina programada para que haga todo lo que está en su poder para propagar copias de los genes que porta en su interior. Desde el momento en que tanto tú como yo somos humanos que saben lo que es tener propósitos conscientes, para mí es conveniente emplear el lenguaje de los propósitos como una metáfora para explicar el comportamiento de las máquinas de supervivencia.

En la práctica, ¿qué significaría decir que una madre tiene un hijo favorito? Significaría que esta madre invierte sus recursos de manera desigual entre sus hijos. Los recursos que una madre tiene disponibles para invertir consisten en una variedad de cosas. El alimento es, obviamente, una de ellas, junto con el esfuerzo empleado en reunir el alimento, ya que ello, en sí mismo, le cuesta algo a la madre. El riesgo sufrido al proteger a las criaturas de los predadores es otro recurso que la madre puede «gastar» o rehusar hacerlo. La energía y el tiempo dedicados a anidar o al mantenimiento del hogar, la protección contra los elementos y, en algunas especies, el tiempo empleado en enseñar a los hijos, son recursos valiosos que una madre puede distribuir entre sus hijos de manera equitativa o desigual, según ella «escoja».

Es difícil pensar en una moneda común con la cual valorar todos estos recursos que una madre tiene para conferir. Así como las sociedades humanas utilizan dinero como moneda convertible universalmente y que puede ser traducida en alimentos, tierra o tiempo laborable, de igual manera necesitamos una moneda con la cual valorar los recursos que una máquina de supervivencia individual puede invertir en la vida de otro individuo, en especial en la vida de su hijo. Es tentador escoger una medida energética como la caloría, y algunos ecólogos se han dedicado a valorar los costos de energía en la naturaleza. Es, sin embargo, un método inadecuado, ya que sólo es aproximadamente convertible a la moneda que realmente interesa, el «patrón oro» de la evolución, la supervivencia de los genes. En 1972, R. L. Trivers resolvió limpiamente el problema con su concepto de *inversión maternal* (aun cuando, al leer entre las apretadas líneas, uno tiene la sensación de que Sir Ronald Fisher, el biólogo más notable del siglo XX, quiso decir más o menos lo mismo en 1930 con su «gasto maternal»).[42]

---

[42] Robert Trivers, cuyos artículos de principios de los 70 fueron una de mis mayores inspiraciones para escribir la primera edición de este libro, y cuyas ideas dominaban especialmente en el capítulo VIII, ha publicado, por fin, su propio libro. *Social evolution.* Lo recomiendo, no sólo por su contenido sino por su estilo: ideas claras, académicamente

La inversión maternal es definida como «cualquier inversión efectuada por la madre en un descendiente individual que aumente las posibilidades de supervivencia de dicho descendiente (y, por lo tanto, de su éxito reproductivo) a costa de la capacidad de la madre de otorgarla a otro de sus hijos». El atractivo de la teoría de la inversión maternal de Trivers radica en que está medida en unidades muy semejantes a las que realmente importan. Cuando una criatura utiliza parte de la leche materna, la cantidad de leche consumida es medida no en decilitros, ni en calorías, sino en unidades de detrimento a otros hijos de la misma madre. Por ejemplo, si una madre tiene dos pequeños, *X* e *Y,* y *X* bebe un decilitro de leche, una parte considerable de la inversión maternal que ello representa es medida en unidades de probabilidades incrementadas que tendrá y de morir porque no se bebió esa dosis de leche. La inversión maternal es medida en unidades de deterioro de las expectativas de vida de los demás niños, nacidos o por nacer.

La inversión maternal no es una medida del todo ideal, pues pone demasiado énfasis en la importancia de la maternidad, frente a otras relaciones genéticas. Idealmente deberíamos utilizar una medida generalizada de *inversión altruista. A* como individuo puede decirse que invierte en el individuo *B,* cuando *A* aumenta las oportunidades de supervivencia de *B,* a costa de la capacidad de *A* para otorgárselas a otros individuos incluyéndose a sí misma, siendo todos los costos sopesados por el tipo de relación apropiado. Así, la inversión de una madre en cualquiera de sus hijos debiera ser, idealmente, calibrada en términos del deterioro de las expectativas de vida no sólo de sus otros hijos, sino también de los sobrinos, sobrinas, ella misma, etc. En muchos aspectos, sin embargo, esto es sólo un sofisma, y bien vale la pena de poner en práctica la medida de Trivers.

Ahora bien, cualquier individuo adulto determinado tiene, durante todo su período de vida, cierta cantidad total de inversión maternal disponible para ser conferida a los hijos (y a otros parientes y a sí misma, pero con el fin de simplificar el asunto, consideraremos únicamente a los hijos). Ello representa la suma de todos los alimentos que pueda reunir o fabricar en una vida de trabajo, todos los riesgos que ella esté dispuesta a asumir, y toda la energía y esfuerzo que sea capaz de dar por el bienestar de sus hijos. ¿Cómo debería, una hembra joven que inicia su vida adulta, invertir sus recursos de vida? ¿Cuál sería una buena política de inversión a seguir? Ya hemos considerado, al analizar la teoría de Lack, que no debería ampliar demasiado su inversión, ya que al repartirla entre demasiados hijos les tocaría a cada uno de ellos una

---

correcto, pero con la suficiente irresponsabilidad antropomórfica como para ridiculizar a los pedantes, y lleno de apuntes autobiográficos personales. No puedo resistirme a citar uno de ellos, muy característico. Trivers está describiendo su excitación al observar la relación entre dos mandriles machos rivales de Kenia: «Mi excitación tenía otra razón, la identificación inconsciente con Arthur. Arthur era un joven extraordinario, en la flor de la vida...» El nuevo capítulo de Trivers sobre el conflicto padres-hijos actualiza dicho conflicto. Ciertamente, queda poco que añadir a su artículo de 1974, aparte de algunos nuevos ejemplos fácticos. La teoría ha soportado la prueba del tiempo. Modelos matemáticos y genéticos más detallados han confirmado que las discusiones mayormente verbales de Trivers se siguen, realmente, de la teoría darwiniana actualmente aceptada.

cantidad insuficiente. Obrando de tal manera perdería demasiados genes: no tendría suficientes nietos. Por otra parte, no debe destinar toda su inversión a demasiado pocos hijos —serían chicos malcriados. Con ello podría garantizar, virtualmente, *algunos* nietos, pero sus rivales que invirtieran en un número óptimo de niños terminarían teniendo más nietos. Esto es en cuanto se refiere a políticas de inversión imparciales o equitativas. Nuestro interés actual radica de si compensará a una madre otorgar sus recursos de manera desigual entre sus hijos, es decir, si debería tener favoritos.

La respuesta es que no existen razones genéticas para que una madre tenga favoritos. Su relación con todos sus hijos es la misma, ½. Su estrategia óptima es invertir de manera *equitativa* en el mayor número de hijos que pueda criar hasta la edad en que ellos puedan tener hijos propios. Pero, como ya hemos visto, algunos individuos ofrecen menos riesgos para un seguro de vida que otros. Un hijo de tamaño menor que los de su especie porta igual número de genes de su madre que los más saludables y prósperos compañeros de la carnada. Pero sus expectativas de vida son menores. Otra forma de expresarlo sería decir que él *necesita* una mayor parte que la ración proporcional justa de inversión maternal, sólo para terminar igual que sus hermanos. Según las circunstancias, quizá podría convenir más a la madre rehusar alimentar a dicho hijo disminuido físicamente y destinar toda su porción de inversión maternal a sus hermanos y hermanas. En realidad, puede compensarle alimentarlo hasta que alcance el nivel de sus hermanos, o comérselo ella misma y utilizarlo así para hacer leche. Las cerdas madres devoran en ocasiones a sus crías, pero ignoro si escogen especialmente a aquellos con menos posibilidades físicas.

Los disminuidos físicos constituyen un ejemplo especial. Podemos hacer predicciones de tipo más general sobre cómo la tendencia de una madre para invertir en un hijo puede verse afectada por la edad de este último. Si ella tiene una elección rígida que efectuar entre salvar la vida de un hijo o la de otro, y aquel a quien no salve queda destinado a morir, preferirá salvar al mayor. Ello se debe a que ella perderá una proporción más alta de la inversión maternal de su vida si muere el mayor que si lo hace su hermano pequeño. Quizás una mejor manera de expresarlo sería: si ella salva al hermano menor aún tendrá que invertir en él algunos recursos valiosos, sólo para que éste alcance la edad del mayor.

Por otra parte, si la elección no es tan rigurosa para que sea un asunto de vida o muerte, su mejor apuesta podría ser preferir al menor. Por ejemplo, supongamos que su dilema es si darle un determinado bocado de alimento a un hijo pequeño o a uno grande. Es probable que el grande esté más capacitado para encontrar su propio alimento sin ayuda. Por lo tanto, si dejara de alimentarlo, no moriría necesariamente. Por otra parte, el pequeño, que es demasiado joven para encontrar alimentos por sí mismo, tendría mayores posibilidades de morir si su madre le diera la comida al hermano mayor. Ahora bien, aun cuando la madre prefiriese que muriera el más joven antes que el mayor, le daría, no obstante, la comida al pequeño, ya que, de todas maneras, es poco probable que muera el mayor. A ello se debe que las madres pertenecientes a los mamíferos desteten a sus hijos en lugar de continuar alimentándolos indefinidamente de por vida. Llega un momento en la vida de un hijo en que conviene a la madre desviar la inversión de él en beneficio de

futuros hijos. Cuando llega este momento, ella deseará destetarlo. Una madre que tuviera alguna posibilidad de saber que ha tenido su último hijo, podría esperarse que continuara invirtiendo todos sus recursos en este último durante el resto de su vida, y quizás amamantándolo hasta que casi alcanzara la edad adulta. No obstante, ella debería «sopesar» si no le compensaría más invertir en nietos o sobrinos o sobrinas, pues aunque el parentesco con éstos es un 50% menor que con sus propios hijos, su capacidad de beneficiarse de su inversión puede ser más del doble de la que podría lograr uno de sus propios hijos.

Parece que hemos llegado a un buen momento para mencionar el intrigante fenómeno conocido como menopausia, término más bien abrupto de la fertilidad reproductiva de una hembra al alcanzar la edad madura. Esto no debía de ocurrir con demasiada frecuencia en nuestros antepasados que vivían en la naturaleza, ya que pocas mujeres habrían logrado alcanzar dicha edad, de todas maneras. Pero, aun así, la diferencia existente entre el abrupto cambio en la vida de las mujeres y la gradual desaparición de la fertilidad en el hombre, sugiere que hay algo genéticamente «deliberado» en la menopausia: que es una «adaptación». Es algo bastante difícil de explicar. A primera vista podríamos esperar que una mujer debería continuar teniendo hijos hasta la extenuación, aun cuando al envejecer disminuyeran, de manera progresiva, las posibilidades de sobrevivencia de los hijos. ¿Valdría la pena continuar intentándolo? Debemos recordar que ella también se encuentra relacionada con sus nietos, aunque el parentesco sea sólo la mitad de cercano.

Por diversas razones, quizá relacionadas con la teoría de Medawar respecto al envejecimiento en un estado natural las mujeres se vuelven cada vez menos eficientes para criar hijos a medida que envejecen. Por lo tanto, las expectativas de vida de un hijo de una madre vieja son menores que las de un hijo de una madre joven. Ello significa que si una mujer tiene un hijo y un nieto nacidos ambos el mismo día, se puede esperar que el nieto viva más que el hijo. Cuando una mujer alcanza la edad en que la oportunidad promedio para que cada niño alcance la edad adulta se encuentra por debajo de la mitad de las oportunidades que tendría un nieto de la misma edad de llegar a la vida adulta, tendería a prosperar cualquier gen para invertir en nietos con preferencia a invertir en hijos. Tal gen es llevado sólo por uno entre cuatro nietos, mientras que el gen rival es llevado por uno de dos hijos, pero las mayores expectativas de vida de los nietos supera esto y el gen de «altruismo hacia los nietos» prevalece en el acervo génico. Una mujer no podría invertir plenamente en sus nietos si continuara teniendo hijos propios. Por lo tanto, los genes para llegar a ser estéril en cuanto a la reproducción al alcanzar la edad madura se tornan más numerosos desde el momento en que se encuentran en los cuerpos de los nietos cuya supervivencia se logró con la ayuda del altruismo de las abuelas.

Ésta es una posible explicación para la evolución de la menopausia en las hembras. La razón de por qué la fertilidad de los machos disminuye poco a poco en lugar de cesar abruptamente, tal vez estribe en que los machos no invierten tanto como las hembras en cada hijo individual. Desde el momento en que él puede engendrar hijos en mujeres jóvenes, siempre le convendrá más a un hombre viejo invertir en hijos que en nietos.

Hasta ahora, tanto en este capítulo como en el anterior, hemos considerado todo bajo la perspectiva de los padres, en especial, de la madre. Nos hemos interrogado sobre si las madres pueden tener favoritos y, en general, cuál es la mejor política de inversión para una madre. Pero quizá cada hijo pueda influir en la cantidad invertida en él por sus padres en contra de sus hermanos y hermanas. Aun si los padres no «desean» demostrar favoritismo entre los hijos, ¿podría darse el caso de que los hijos se posesionasen de un tratamiento privilegiado en favor de ellos mismos? ¿Les compensaría tal actitud? Para expresarlo con más propiedad, ¿serían más numerosos en el acervo génico los genes para apoderarse egoístamente de todo lo posible entre los niños que aquellos genes rivales que no aceptan más que la justa proporción que les corresponde? Este asunto ha sido brillantemente analizado por Trivers en una ponencia que se dictó en 1974 bajo el nombre de *El conflicto entre padres e hijos.*

Una madre tiene el mismo tipo de relación con todos sus hijos nacidos o por nacer. Solamente por motivos genéticos no debería tener favoritos, según hemos visto. Si demuestra favoritismo, éste debería basarse en las diferencias de expectativas de vida, dependientes de la edad y otros factores. La madre, al igual que otro individuo, tiene una relación el doble de estrecha consigo misma que con cualquiera de sus hijos. Siendo los demás factores iguales, esto significa que debería invertir egoístamente la mayoría de los recursos en sí misma, pero los demás factores no son iguales. Ella puede beneficiar más a sus genes al invertir una considerable proporción de sus recursos en sus hijos. Esto se debe a que ellos son más jóvenes y más desvalidos que ella y, por lo tanto, se pueden beneficiar más con cada unidad de inversión que lo que ella podría aprovechar. Los genes para invertir en individuos más desprotegidos con preferencia a uno mismo pueden prevalecer en el acervo génico aun cuando los beneficiarios puedan compartir sólo una proporción de nuestros genes. A ello se debe que los animales demuestren altruismo maternal y, en realidad, es la razón por la cual demuestran cualquier tipo de altruismo selectivo.

Considerémoslo ahora desde la perspectiva de un hijo determinado. Está tan relacionado con su madre como lo están cada uno de sus hermanos y hermanas. La relación, en todos los casos, es de ½. Por lo tanto, él «desea» que su madre invierta parte de sus recursos en sus hermanos y hermanas. Genéticamente, está dispuesto hacia ellos. De manera tan altruista como lo está su madre. Pero consideremos nuevamente que él se encuentra relacionado consigo mismo en una proporción doblemente mayor que respecto a sus hermanos o hermanas, y ello lo dispondrá para desear que su madre invierta más en él que en cualquier hermano o hermana determinados, siendo los demás factores iguales. Si tú y tu hermano tenéis la misma edad, y ambos estáis en situación de beneficiaros por igual de una pinta de leche materna, tú «intentarás» beber más que tu justa medida, y él intentará beber más que su justa medida. ¿Has escuchado, alguna vez, a una carnada de cerditos chillando para ser el primero cuando la cerda madre se acuesta con el fin de alimentarlos? ¿O a niños pequeños luchando por la última porción de tarta? La glotonería egoísta parece caracterizar mucho del comportamiento infantil.

Pero hay otros puntos que agregar. Si me encuentro compitiendo con mi hermano por un bocado de comida y él es mucho más joven que yo, de manera que él se

beneficiaría más con la comida que yo, podría convenir a mis genes permitir que él lo obtuviera. Un hermano mayor puede tener las mismas bases para un comportamiento altruista que los padres: en ambos casos, como ya hemos visto, la relación es de ½, y en los dos casos, el individuo más joven puede utilizar mejor el recurso que el mayor. Si yo poseo un gen para ceder el alimento, existe un 50% de probabilidades de que mi hermano menor también lo tenga. Aun cuando el gen tenga el doble de posibilidades de estar en mi propio cuerpo —es decir, un 100% de probabilidades ya que se encuentra en *mi* cuerpo— mi necesidad de alimento puede ser menos de la mitad de apremiante. En general, una criatura «debería» apoderarse de una porción mayor que la que le corresponde de inversión maternal, pero sólo hasta cierto punto. ¿Hasta qué punto? Hasta donde el costo resultante neto para sus hermanos y hermanas nacidos y potencialmente por nacer, sea justo el doble del beneficio que le reporte a él apoderarse del alimento suplementario.

Consideremos ahora el problema de cuándo debe provocarse el destete. Una madre desea dejar de amamantar a su actual criatura con el fin de prepararse para la siguiente. El hijo, por otra parte, no desea ser destetado aún ya que la leche es un alimento conveniente y una fuente ininterrumpida de comida, y no desea salir y trabajar para mantenerse. Para ser más exactos, él desea, a la larga, abandonar a su madre y trabajar por su sustento, pero sólo cuando beneficie más a sus genes dejar a su madre en libertad para criar a sus pequeños hermanos y hermanas que permanecer en la misma posición que ocupaba hasta entonces. Cuanto mayor sea una criatura, menor será el beneficio relativo que obtenga de cada decilitro de leche. Ello se debe a que si él ya es mayor, un decilitro de leche es una proporción que no cubre sus requerimientos, y también a que cada día se vuelve más capaz de mantenerse a sí mismo si se ve forzado a ello. Por lo tanto, cuando una criatura mayor bebe un decilitro de leche que podría haber sido invertido en un niño menor obtiene, relativamente, más inversión maternal en su beneficio que cuando una criatura pequeña bebe dicha cantidad. A medida que el hijo crece, llegará el tiempo en que compensará más a su madre dejar de alimentarlo e invertir en cambio en un nuevo hijo. Algo más tarde llegará el momento en que también el hijo ya mayor beneficiará más a sus genes si interrumpe el amamantamiento. Éste es el instante en que un decilitro de leche beneficiará a las copias de sus genes que *puedan* estar presentes en sus hermanos y hermanas, más de lo que podría hacerlo a los genes que *están* presentes en sí mismo.

Entre madre e hijo no hay un desacuerdo absoluto sino cuantitativo; en el presente caso, un desacuerdo sobre el momento oportuno. La madre desea continuar alimentando a su actual hijo hasta el momento en que la inversión en su beneficio alcance su «justa» proporción, teniendo en cuenta sus expectativas de vida y cuánto ha invertido en él hasta el presente. Hasta aquí no existe desacuerdo alguno. De igual manera, tanto la madre como el hijo concuerdan en que no desean que él continúe amamantándose, una vez alcanzado el punto en que el costo para los hijos futuros sea más del doble del beneficio que al actual hijo le reporta. Pero existe desacuerdo entre la madre y el hijo durante el período intermedio, el período en que el hijo obtiene más que su ración y la madre así lo comprende, pero en que el costo para los otros hijos es aún menor del doble del beneficio que el hijo percibe.

El tiempo oportuno de destete es sólo un ejemplo de un motivo de disputa entre madre e hijo. También puede considerarse como una pelea entre un individuo y todos sus hermanos aún por nacer, en que la madre asume la posición de sus futuros hijos. Puede haber una competencia más directa entre rivales contemporáneos por la inversión de la madre, entre los compañeros de una carnada o los miembros de una nidada. Aquí, una vez más, normalmente la madre se mostrará ansiosa para que el reparto sea justo.

Muchos polluelos de aves son alimentados en el nido por sus padres. Todos ellos abren el pico y gritan, y el padre o la madre deja caer un gusano u otro bocado en el pico abierto de uno de ellos. Cuanto más agudo sea el chillido emitido por cada uno de estos polluelos, más indicará, idealmente, cuan hambrientos se sienten. Por lo tanto, si la madre le da siempre el alimento al que grita más fuerte, todos tenderán a obtener su justa proporción, ya que desde el momento en que uno de ellos obtenga el alimento suficiente no gritará con tanta intensidad. Al menos esto es lo que pasaría en el mejor de los mundos posibles, si los individuos no engañaran. Pero a la luz de nuestro concepto del gen egoísta debemos esperar que los individuos *engañarán* y *mentirán* sobre cuan hambrientos se sienten. Ello provocará una escalada, aparentemente sin sentido, porque podrá parecer que todos ellos mienten al gritar tan fuerte, y este nivel de intensidad en los chillidos se convertirá en norma, y dejará, en efecto, de ser mentira. Sin embargo, no puede provocarse el fenómeno contrario, pues el primer individuo que tome la iniciativa de disminuir la intensidad de su chillido será penalizado y recibirá menos alimento, por lo que tendrá más posibilidades de morir de hambre. El intenso piar de los polluelos de las aves no es agudo indefinidamente debido a otras consideraciones. Por ejemplo, los chillidos agudos tienden a atraer a los predadores y, además, consumen energías.

En algunas ocasiones, como ya hemos visto, un miembro de una carnada es un disminuido físicamente, mucho más pequeño que el resto. Se encuentra incapacitado para pelear por el alimento con tanta fuerza como los demás y, como consecuencia de ello, a menudo, muere. Hemos considerado las condiciones en que, en realidad, compensaría a una madre permitir que un hijo en inferiores condiciones físicas muriese. Podemos suponer, de manera intuitiva, que el enano continuará luchando hasta el final, pero la teoría no predice, necesariamente, tal actuación. Desde el instante mismo en que un enano se tornase tan pequeño y débil que sus expectativas de vida se vieran reducidas al punto en que el beneficio que obtuviera de la inversión materna fuese menos de la mitad de lo que dicha inversión pudiera beneficiar, en potencia, a otros hijos pequeños, el disminuido físico debería morir voluntaria y graciosamente. Beneficiaría más a sus genes actuando así. Es decir, un gen que diera la instrucción: «Cuerpo, si eres mucho más pequeño que tus compañeros de carnada, cesa en tu lucha y muere», podría prosperar en el acervo génico, ya que tiene el 50% de probabilidades de estar en el cuerpo de cada hermano y hermana salvados y, de todas maneras, sus oportunidades de vivir en el cuerpo del enano son muy pequeñas. En la vida de un enano debería haber un punto irreversible. Antes de alcanzar dicho punto debería continuar en la lucha. Tan pronto como lo alcanzara, debería renunciar y dejar, preferentemente, que se lo comieran sus compañeros de carnada o sus padres.

No lo mencioné al analizar la teoría de Lack respecto al tamaño de la nidada, pero la que enunciamos a continuación es una estrategia razonable a seguir por una madre que se encuentre indecisa respecto a cuál es el tamaño óptimo de nidada para el año en curso. Podría poner un huevo más de lo que ella «piensa» que es el verdadero número óptimo. Luego, si la cosecha de alimento del año resulta ser mejor de lo esperado, criará a su hijo extra. Si no es así, podrá reducir sus pérdidas. Teniendo el cuidado de alimentar a sus hijos en el mismo orden, digamos en orden de tamaño, podría apreciar que uno de ellos, quizás un enano, muere rápidamente y de tal forma no se malgasta mucho alimento en él, si exceptuamos la inversión inicial de yema o su equivalente. Desde el punto de vista de la madre, ésta puede ser la explicación del fenómeno del enano. Representa el límite de las apuestas de su madre. Este caso ha sido observado en muchos pájaros.

Empleando nuestra metáfora del animal individual como una máquina de supervivencia que se comporta como si tuviese un «propósito», el de preservar sus genes, podemos hablar de un conflicto entre padres e hijos, de una batalla de generaciones. La batalla es sutil, y no hay recursos vedados en ninguno de los dos bandos. Una criatura no perderá la oportunidad de engañar. Pretenderá estar más hambrienta de lo que se siente en realidad, quizá finja ser menor de lo que es, o encontrarse ante un peligro mayor. Es demasiado pequeña y débil para intimidar a sus padres físicamente, pero emplea toda arma psicológica que se encuentra a su disposición: la mentira, el fraude, el engaño, la explotación, justo hasta el punto en que empieza a castigar a sus parientes en mayor medida de lo que permite su relación con ellos. Los padres, por otra parte, deben estar alerta ante la mentira y el engaño, y deben intentar no dejarse persuadir por el fraude. Esto podría parecer una tarea fácil. Si la madre sabe que su hijo puede mentir respecto al hambre que siente, podría emplear la táctica de alimentarlo con una cantidad fija y no pasarse de ella, aun cuando el pequeño continuase gritando. Lo problemático de este método es que acaso la criatura no esté mintiendo, y si muere como resultado de no haber sido alimentada lo suficiente, la madre habrá perdido algunos de sus preciosos genes. Los pájaros salvajes pueden morir después de haberse visto privados de alimentos sólo durante unas cuantas horas.

A. Zahavi ha sugerido una forma particularmente diabólica de chantaje por parte de una criatura: ésta chilla de tal manera que atrae, deliberadamente, a los animales predadores al nido. La criatura «dice»: «Zorro, zorro, ven a buscarme». La única forma que tiene la madre de hacerlo callar es alimentarlo. Así el hijo obtiene una cantidad de alimento mayor de la que le corresponde, pero a costa de algún riesgo para sí mismo. El principio de esta táctica despiadada es el mismo que el del pirata aéreo que amenaza con hacer estallar un avión, encontrándose él a bordo, a menos que le sea entregado un rescate. Soy escéptico en cuanto a si alguna vez se verá favorecido en la evolución, no porque se trate de una táctica demasiado despiadada sino porque dudo que le compense a la criatura chantajista. Tiene mucho que perder si un predador acude en realidad. Se trata aquí, evidentemente, de un hijo único, que es el caso que Zahavi considera. No importa cuánto su madre haya invertido ya en él, tendría que valorar su propia vida aún más de lo que la valora su madre, puesto que ella sólo posee la mitad de sus genes. Más aún, la táctica no compensaría ni siquiera en el caso de que el chantajista fuese uno de una

nidada de polluelos vulnerables y se encontrasen todos juntos en el nido, ya que el chantajista tiene el 50% de sus genes «en juego» en cada uno de sus hermanos y hermanas que se encuentran en peligro, así como el 100% de los genes propios. Supongo que la teoría tal vez podría operar si el predador predominante tuviese el hábito de atacar sólo a los polluelos más grandes del nido. En tal caso, podría compensar al más pequeño emplear la amenaza de llamar la atención del predador, ya que ello no supondría para él correr un gran riesgo. Esta acción sería análoga a aplicar una pistola contra la cabeza de tu hermano en vez de amenazar con volarte tus sesos.

Es más probable que esa táctica de chantaje beneficie a un polluelo de cuclillo. Como bien se sabe, las hembras del cuclillo ponen un huevo en cada uno de varios nidos «adoptivos» y luego dejan que los inconscientes padres adoptivos, de especies bastante diferentes, críen a sus hijos. Por lo tanto, un polluelo de cuclillo no arriesga sus genes en sus hermanos y hermanas adoptivos. (En algunas especies, la cría del cuclillo no tendrá ningún hermano o hermana adoptivos por una siniestra razón que veremos más adelante. Por el momento, asumiremos que estamos tratando de una de esas especies en que los hermanos y hermanas adoptivos coexisten junto con el polluelo de cuclillo.) Si uno de los polluelos de cuclillo chillara con bastante fuerza para atraer a los predadores, tendría mucho que perder —su vida—, pero la madre adoptiva tendría aún más que perder, quizá cuatro o cinco hijos. Podría, por lo tanto, compensarle el recurso de alimentarlo en mayor proporción de la que le corresponde, y la ventaja que con ello obtendría el cuclillo podría superar el riesgo corrido.

Ésta es una de las ocasiones en que sería prudente traducirnos en un respetable lenguaje genético, con el fin de estar seguros de que no nos hemos dejado arrastrar demasiado lejos con metáforas subjetivas. ¿Qué significa realmente formular la hipótesis de que los polluelos del cuclillo «cometen chantaje» contra sus padres adoptivos al gritar «predador, predador, ven a buscarme, a mí y a todos mis hermanos y hermanas»? En términos genéticos significa lo siguiente:

En los cuclillos los genes para chillar fuerte se tornaron más numerosos en el acervo génico de los cuclillos porque los chillidos agudos aumentaron las posibilidades de que los padres adoptivos alimentasen a los polluelos de cuclillo. La razón por la cual los padres adoptivos responden a los chillidos de esta manera es que los genes para responder a los chillidos se han esparcido en el acervo génico de las especies adoptivas. La razón para que estos genes se extendieran sería que si los padres adoptivos individuales no alimentaban a los polluelos de cuclillo con alimentos extra, criaban menos hijos propios: menos que aquellos padres rivales que sí alimentaban más de lo justo a los polluelos de cuclillo. Ello se debe a que los predadores podían ser atraídos a los nidos por los gritos de los cuclillos. Aun cuando los genes para que los cuclillos no gritasen tenían menos posibilidades de terminar en los estómagos de los predadores que los genes para gritar, los cuclillos que no gritaban pagaban la mayor penalización al no recibir raciones adicionales. Por lo tanto, los genes para gritar se expandieron a través del acervo génico de los cuclillos.

Una secuencia similar de razonamiento genético, siguiendo el argumento más sutil dado anteriormente, demostraría que, aunque tal gen para comportamiento chantajista

podría, de un modo imaginable, esparcirse a través de un acervo génico de cuclillo, tiene escasas posibilidades de esparcirse a través del acervo génico de una especie corriente, al menos no por la razón específica de atraer a los predadores. Por supuesto, en una especie corriente podrían existir otras razones para que se esparcieran los genes para emitir agudos chillidos, según ya hemos visto, y éstas, *incidentalmente* podrían atraer, alguna vez, a los predadores. Pero entonces la influencia selectiva de la conducta predadora estaría, en cualquier caso, orientada a disminuir la intensidad de los chillidos. En el hipotético caso de los cuclillos, el punto esencial de la influencia de los predadores, no importa cuan paradójico resulte a primera vista, podría hacer que se intensificara el volumen de los chillidos.

No existen pruebas, en un sentido ni en otro, de que los cuclillos y otros pájaros de hábitos similares en cuanto a la «cría parásita» empleen, en realidad, la táctica del chantaje. Pero, ciertamente, no carecen de crueldad. Por ejemplo, los indicadores, al igual que los cuclillos, ponen sus huevos en los nidos de aves de otras especies. El polluelo de los indicadores está dotado de un pico puntiagudo y encorvado. Tan pronto como sale del cascarón, mientras aún está ciego, desnudo y en otros aspectos desvalido, segará con su agudo pico, como con una guadaña, la vida de sus hermanos y hermanas: ¡los hermanos muertos no compiten por el alimento! El conocido cuclillo británico logra el mismo resultado de una manera levemente distinta. Tiene un corto período de incubación, de tal manera que el polluelo del cuclillo se las ingenia para salir antes del cascarón que sus hermanos y hermanas adoptivos. Tan pronto como se encuentra fuera de él, de forma ciega y mecánica, pero con una efectividad devastadora, arroja fuera del nido los demás huevos. Se desliza hasta quedar bajo un huevo, lo ubica en el hueco que forma su espalda, retrocede lentamente hasta un costado del nido manteniendo en equilibrio el huevo entre los huesos de sus alas y lo deja caer al suelo. Hace lo mismo con todos los demás huevos hasta lograr tener el nido y, por lo tanto, la atención total de sus padres adoptivos, sólo para sí.

Uno de los hechos más notables de los que tuve conocimiento el pasado año fue informado desde España por F. Alvarez, L. Arias de Reyna y H. Segura. Se encontraban investigando la habilidad de los padres adoptivos potenciales —víctimas potenciales de los cuclillos— para detectar a los intrusos, ya fuesen huevos o polluelos de cuclillos. En el curso de sus experimentos tuvieron ocasión de introducir en los nidos de las urracas, huevos y polluelos de cuclillos y, con el fin de efectuar comparaciones, huevos y polluelos de otras especies tales como las golondrinas. En una ocasión introdujeron un polluelo de golondrina en el nido de una urraca. Al día siguiente pudieron notar que uno de los huevos de la urraca yacía en la tierra, bajo el nido. No se había quebrado, de manera que lo recogieron, lo volvieron a su lugar original y observaron. Lo que vieron es absolutamente extraordinario. El polluelo de golondrina, comportándose exactamente como si fuese un polluelo de cuclillo arrojó el huevo fuera del nido. Volvieron a colocar el huevo en su lugar y sucedió exactamente lo mismo. El polluelo de la golondrina empleó el método del cuclillo de balancear el huevo sobre su espalda entre sus alas y retroceder hasta el borde del nido, para dejar caer el huevo a tierra.

Quizá de manera muy prudente, Alvarez y sus colegas no intentaron explicar su asombrosa observación. ¿Cómo podría tal comportamiento evolucionar en el acervo génico de las golondrinas? Debe corresponder a algo en la vida normal de una golondrina. Los polluelos de las golondrinas no suelen encontrarse en los nidos de las urracas. Normalmente no se los encuentra nunca en ningún nido excepto el propio. ¿Podría tal comportamiento representar una adaptación evolucionada anticuclillo? ¿Acaso la selección natural ha estado favoreciendo una política de contraataque en el acervo génico de las golondrinas, genes destinados a atacar a los cuclillos con sus propias armas? Parece ser un hecho que los nidos de las golondrinas no son normalmente utilizados por los cuclillos. Quizás ahí esté la causa. De acuerdo a esta teoría, los huevos de las urracas de este experimento podrían estar, incidentalmente, obteniendo el mismo tratamiento, tal vez debido a que los huevos de las urracas, al igual que los de los cuclillos, son más grandes que los de las golondrinas. Pero si los polluelos de las golondrinas pueden distinguir entre un huevo de mayor tamaño y un huevo normal de golondrina, es muy seguro que la madre también podría hacerlo. En tal caso, ¿por qué no es la madre la que rechaza el huevo del cuclillo, ya que hacerlo sería mucho más fácil para ella que para su polluelo? La misma objeción se aplica a la teoría de que el comportamiento del polluelo de golondrina funciona normalmente para eliminar otros huevos que se hayan agregado u otros desechos del nido. Una vez más, esta tarea podrían realizarla mejor, y de hecho la realizan, los padres. El hecho de que esta difícil operación, que requiere tanta habilidad, de eliminar el huevo, fuese efectuada por un débil e indefenso polluelo de golondrina, mientras que una golondrina adulta podría haberlo hecho, con toda seguridad, mucho más fácilmente, me induce a la conclusión de que, desde el punto de vista de los padres, el polluelo no está tramando nada bueno.

Me parece plausible considerar que la verdadera explicación nada tiene que ver con los cuclillos. Puede helársenos la sangre ante tal pensamiento, pero ¿podría ser éste el procedimiento usual entre los polluelos de golondrinas? Puesto que el recién nacido va a competir con sus hermanos, que aún no han roto el cascarón, por la inversión materna, podría ser ventajoso para él comenzar la vida arrojando del nido uno de los huevos restantes.

La teoría de Lack considera el tamaño de la nidada óptimo desde el punto de vista de la madre. Si yo fuese una golondrina madre, el tamaño de nidada óptimo desde mi punto de vista sería, digamos, cinco. Pero si yo fuese un polluelo de golondrina, el tamaño de nidada que consideraría óptimo bien podría ser un número menor, desde el momento en que yo sería uno de ellos. La madre ha efectuado una cierta cantidad de inversión maternal, que «desea» distribuir equitativamente entre los cinco pequeños. Pero cada uno de los polluelos desea más de la quinta parte asignada. A diferencia de los cuclillos, no desea todo para él, ya que existe parentesco entre él y los demás polluelos. Pero sí desea más del quinto que le corresponde. Puede lograr un cuarto del total simplemente empujando fuera del nido a uno de los otros huevos, o un tercio si se deshace de otro. Traduciéndolo a lenguaje genético, es concebible que un gen para el fratricidio se expanda a través del acervo génico, ya que tiene un 100% de probabilidades

de encontrarse en el cuerpo del individuo fratricida y sólo 50% de posibilidades de estar en el cuerpo de la víctima.

La principal objeción a esta teoría es que resulta muy difícil de creer que nadie haya observado este comportamiento diabólico, si realmente ocurre. No poseo ninguna explicación convincente respecto a esto. Existen diferentes razas de golondrinas en distintas partes del mundo. Se sabe que la raza española difiere de la británica, por ejemplo, en determinados aspectos. La raza española no se ha visto sujeta al mismo grado de observación intensiva que la británica, y es posible que el fratricidio ocurra, pero que se haya pasado por alto.

La razón por la cual sugiero una idea tan improbable como la hipótesis del fratricidio es que deseo hacer hincapié en un planteamiento general, a saber: el comportamiento despiadado de la cría del cuclillo es solamente un caso extremo de lo que debe suceder en cualquier familia. Los hermanos de padre y madre se encuentran más estrechamente relacionados entre sí que un polluelo de cuclillo con sus hermanos adoptivos, pero la diferencia es sólo cuestión de grados. Aun cuando no podamos creer que el fratricidio declarado pueda evolucionar, debe haber numerosos ejemplos menores de egoísmo en los cuales el costo para la criatura, bajo la forma de pérdidas para sus hermanos o hermanas, se ve compensado, en una proporción mayor que la de dos a uno, por el beneficio que obtiene para sí mismo. En tales casos, al igual que en el ejemplo de la época del destete, existe un verdadero conflicto de intereses entre los padres y los hijos.

¿Quién tiene mayores posibilidades de ganar la batalla de las generaciones? R. D. Alexander ha escrito una interesante ponencia en la cual sugiere que hay una respuesta general a este problema. Según él, los padres siempre ganarán.[43] Ahora bien, si es así, el

---

[43] Alexander ha admitido generosamente, en su libro de 1980 *Darwinism and human affairs,* que estaba equivocado al afirmar que la victoria de los padres en el conflicto padres-hijos se sigue inevitablemente de suposiciones darwinianas fundamentales. Ahora me parece que su tesis, que los padres gozan de una ventaja asimétrica sobre sus hijos en la batalla de las generaciones, podría avalarse mediante un argumento diferente, que conocí por Eric Charnov.

Charnov estaba escribiendo sobre los insectos sociales y los orígenes de las castas estériles, pero su argumentación tiene una aplicación más general, y la expresaré en términos generales. Considérese el caso de una hembra joven de una especie monogámica, no necesariamente insecto, en el umbral de la vida adulta. Su dilema es partir e intentar reproducirse por su cuenta, o permanecer en el nido paterno y ayudar a criar a sus hermanos y hermanas menores. En razón de los hábitos reproductores de la especie, puede confiar que la madre seguirá dándole hermanos y hermanas plenos durante bastante tiempo. De acuerdo con la lógica de Hamilton, estos hermanos son genéticamente tan «valiosos» para ella como lo sería su propia descendencia. Por lo que respecta a la relación genética, la joven hembra sentirá indiferencia entre ambos cursos de acción; no le «preocupa» marcharse o quedarse. Pero sus padres estarán lejos de ser indiferentes a lo que ella haga. Visto desde el punto de vista de su vieja madre, la elección está entre nietos o hijos. Los hijos nuevos son el doble de valiosos, en términos genéticos, que los nuevos nietos. Si hablamos de conflicto entre padres e hijos por si el hijo deja el nido o permanece

lector de este capítulo habrá perdido el tiempo. Si Alexander tiene razón, se pueden deducir muchos puntos interesantes. Por ejemplo, el comportamiento altruista puede evolucionar, no debido al beneficio que pueda obtener el individuo mismo, sino exclusivamente en beneficio de los genes de sus padres. La manipulación materna, para emplear el término de Alexander, se convierte en una causa evolutiva de alternativa en cuanto al comportamiento altruista, independiente de la directa selección de parentesco. Es, por lo tanto, importante que analicemos el razonamiento de Alexander y nos convenzamos de que comprendemos por qué está equivocado. En realidad, esto debería hacerse matemáticamente, pero en el presente libro estamos explícitamente evitando el uso de las matemáticas, y es posible dar una idea intuitiva de lo que hay de erróneo en la tesis de Alexander.

Su planteamiento genético fundamental está contenido en la siguiente cita abreviada. «Supongamos que una criatura... provoque una distribución desigual de los beneficios maternos en su propio favor, reduciendo, por lo tanto, la reproducción total de su propia madre. Un gen que de esta manera mejora la idoneidad de un individuo cuando es una criatura, no puede dejar de disminuir su idoneidad cuando es un adulto, ya que tales genes mutantes se encontrarán presentes en una proporción mayor que en el descendiente del individuo mutante.» El hecho de que Alexander considere un gen recientemente mutado no es fundamental para el argumento. Es mejor pensar en un gen raro heredado de uno de los padres. «Idoneidad» posee el significado técnico especial de

---

en él y ayuda, la idea de Charnow es que el conflicto constituye un triunfo fácil para los padres por la excelente razón de que ¡sólo los padres lo consideran un conflicto! Es algo parecido a una carrera entre dos atletas, en la que a uno se le ofrece 1.000 dólares sólo si gana, mientras que a su oponente le ofrecen la misma cantidad tanto si gana como si pierde. Cabría esperar que el primer corredor se esforzase más y que, si están los dos muy igualados, fuese probablemente el ganador. De hecho, la idea de Charnov es más poderosa de lo que sugiere esta analogía, porque los costes de correr a toda velocidad no son tan grandes como para disuadir a muchas personas, estén o no recompensadas monetariamente. Estos ideales olímpicos constituyen un lujo excesivo para los juegos darwinianos: un esfuerzo en una dirección se paga siempre en pérdida de esfuerzo en otra dirección. Es como si cuanto más esfuerzo se pone en una carrera, menos probable es ganar futuras carreras debido al agotamiento.

Las condiciones varían de una especie a otra, por lo que no siempre podemos predecir los resultados de los juegos darwinianos. No obstante, considerando sólo la proximidad de la relación genética y suponiendo un sistema de apareamiento monogámico (con lo que la hija puede estar segura de que sus hermanos son hermanos plenos), podemos esperar que una madre anciana consiga manipular a su joven hija adulta para que se quede y le ayude. Para la madre todo son beneficios, mientras que la propia hija carecerá de estímulo para resistirse a la manipulación de su madre, porque le resulta genéticamente indiferente la elección entre cualquiera de las dos opciones. Una vez más, es importante subrayar que esta ha sido una clase de argumentación del tipo «siendo iguales otras cosas». Aunque las demás cosas no suelen ser iguales, el razonamiento de Charnov aún podría ser útil para Alexander o para cualquier otro que defienda una teoría de la manipulación de los padres. En cualquier caso, los argumentos prácticos de Alexander para esperar la victoria de los padres —que los padres son mayores, más fuertes, etc.— son correctos.

éxito en la reproducción. Lo que expresa Alexander, básicamente, es lo siguiente. Un gen que hace que una criatura se apodere de más de su justa proporción, a expensas de la producción reproductiva total de sus padres, puede, en realidad, aumentar sus probabilidades de supervivencia, pero pagará el castigo cuando se convierta a su vez en padre, ya que sus propios hijos tenderán a heredar el mismo gen egoísta y ello reducirá su éxito reproductivo total. Se verá aprisionado en su propia trampa. Por lo tanto, el gen no puede resultar próspero y los padres siempre habrán de salir vencedores en el conflicto.

Nuestras sospechas deberían surgir de inmediato frente a dicho argumento, ya que descansa en la suposición de una asimetría genética que no existe. Alexander utiliza las palabras «padres» y «descendientes» como si existiese una diferencia genética fundamental entre ellos. Según hemos visto, aun cuando existen diferencias *prácticas* entre padres e hijos —por ejemplo, los padres son más viejos que los hijos, y los hijos salen de los cuerpos de los padres—, no hay, realmente, una asimetría *genética* fundamental. La relación es de un 50%, mírese como se mire. Con el fin de ilustrar lo que quiero decir, voy a repetir las palabras de Alexander pero con los términos «padres», «criatura» y otras palabras apropiadas invertidas. «Supongamos que una *madre* posee un gen que tiende a provocar una distribución *equitativa* de los beneficios maternos. Un gen que, de esta manera, mejora la idoneidad de un individuo cuando es una *madre,* no podrá menos que haber dejado de disminuir su idoneidad cuando fue una *criatura.*» Llegamos, así, a la conclusión opuesta a la de Alexander, a saber: en cualquier conflicto entre padres e hijos, los hijos deberán ganar.

Obviamente, algo anda mal aquí. Ambos argumentos han sido planteados con demasiada simplicidad. El propósito buscado con mi cita invertida no es probar el punto de vista opuesto al de Alexander, sino, simplemente, demostrar que no se puede argumentar de esa forma artificialmente asimétrica. Tanto el planteamiento de Alexander como mi versión inversa fallan, pues se consideran las cosas desde la perspectiva de un *individuo:* en el caso de Alexander, la del padre, en mi caso, la del hijo. Pienso que es muy fácil incurrir en este tipo de error cuando utilizamos el término técnico «idoneidad». Es por ello que he evitado emplear dicho término en el presente libro. En realidad, sólo existe una entidad cuya perspectiva importa en la evolución, y tal entidad es el gen egoísta. En los cuerpos juveniles los genes serán seleccionados por su habilidad en ser más astutos que los cuerpos de sus padres; en los cuerpos de los padres, los genes serán seleccionados por su habilidad en superar en astucia a los jóvenes. No hay una paradoja en el hecho de que los mismos genes ocupen, sucesivamente, un cuerpo juvenil y uno de progenitor. Los genes son seleccionados por su habilidad en sacar el mejor provecho posible de las palancas de poder que se encuentran a su disposición: deberán explotar sus oportunidades prácticas. Cuando un gen se encuentra en un cuerpo juvenil, sus oportunidades prácticas serán diferentes de cuando se encuentre en el cuerpo de un padre. Por lo tanto, su óptima política a seguir será diferente en las dos etapas de la historia de su vida corporal. No hay razón para suponer, como lo hace Alexander, que la política óptima de la segunda etapa deba, necesariamente, predominar sobre la primera.

Existe otra manera de plantear el problema en contra de lo que afirma Alexander. Éste supone, tácitamente, una asimetría falsa entre la relación padres e hijos, por una

parte, y entre hermanos y hermanas, por la otra. Se recordará que, según Trivers, el costo para una criatura egoísta que obtiene más de lo que le corresponde, la razón por la cual se apodera de los alimentos sólo hasta un determinado punto, es el peligro de perder a sus hermanos y hermanas, cada uno de los cuales porta la mitad de sus genes. Pero los hermanos y hermanas son sólo un caso especial de parentesco, con un 50% de relación. Los futuros hijos propios de la criatura egoísta no son más ni menos «valiosos» para él que sus hermanos y hermanas. Por lo tanto, el costo total neto de apoderarse de más de la cuota justa de recursos, en realidad debería medirse no sólo en cuanto a pérdidas de hermanos y hermanas, sino también en cuanto a la pérdida de futuros descendientes debido al egoísmo entre ellos mismos. El punto que señala Alexander sobre la desventaja de que el egoísmo juvenil se expanda hasta tus propios hijos, reduciendo, en consecuencia, tu propia producción reproductora a largo plazo, está bien concebido, pero significa simplemente que hemos de sumar este factor en el lado en que figura el costo en la ecuación. Una criatura individual hará bien en ser egoísta siempre que el beneficio neto para él sea por lo menos la mitad del costo neto para sus parientes más cercanos. Pero «parientes cercanos» debe interpretarse en el sentido de que incluye no tan sólo a los hermanos y hermanas, sino también a los futuros hijos de uno. Un individuo debe valorar su propio bienestar como doblemente valioso que el de sus hermanos, que es la tesis básica que formula Trivers. Pero también él debiera valorarse el doble que uno de sus propios hijos futuros. La conclusión a que llega Alexander de que existe una ventaja inherente a favor de los padres en el conflicto de intereses, es incorrecta.

Además de su punto genético fundamental, Alexander plantea también argumentos más prácticos, que surgen de asimetrías innegables en la relación entre padres e hijos. El padre o la madre es el socio activo, el que en realidad efectúa el trabajo para obtener el alimento, etc. y, por lo tanto, está en situación de imponer sus condiciones. Si el padre decide dejar su labor, no es mucho lo que le queda por hacer a la criatura, ya que es más pequeña y no puede responder al desafío. Por lo tanto, el padre o la madre se halla en condiciones de imponer su voluntad, sin considerar lo que pueda desear el hijo. Este planteamiento no está mal, obviamente, ya que la asimetría que postula es real. En realidad, los padres son más grandes, más fuertes y más astutos que los hijos. Parecen estar en posesión de las mejores cartas del juego. Pero los jóvenes tienen, también, unos cuantos ases en sus mangas. Por ejemplo, es importante para una madre saber cuan hambriento está cada uno de sus hijos, a fin de que pueda distribuir de forma más eficiente el alimento. Podría, por supuesto, dividir el alimento en raciones exactamente equitativas entre todos ellos, pero en condiciones ideales ello sería menos eficiente que un sistema en el cual se le diera algo más a aquellos que, verdaderamente, lo aprovechasen mejor. Un sistema por el cual cada hijo le informase a su madre cuan hambriento se encuentra sería ideal para la madre y, según hemos visto, parece que tal sistema se ha desarrollado. Pero los jóvenes se encuentran en una posición fuerte en cuanto al engaño, ya que ellos *saben* exactamente el hambre que sienten, mientras que la madre sólo puede *adivinar* si están expresando la verdad o no. Es casi imposible que la madre pueda detectar una mentira pequeña, aun cuando pueda reconocer un engaño mayor.

Luego, también es ventajoso para los padres saber cuándo una criatura se encuentra feliz, y es algo positivo para un hijo ser capaz de informar a sus padres cuando se siente satisfecho. Señales tales como los ronroneos o las sonrisas pueden haber sido seleccionadas, ya que permiten a los padres saber cuáles acciones por ellos efectuadas son más beneficiosas para sus hijos. La vista de su hijo sonriendo o el sonido de su gatito ronroneando, es reconfortante para una madre, en el mismo sentido en que el alimento en el estómago resulta reconfortante a una rata que se encuentra en un laberinto. Pero una vez que adquiere la certeza de que una dulce sonrisa o un sonoro ronroneo resultan gratificantes, la criatura se encuentra en posición de utilizar la sonrisa o el ronroneo con el fin de manipular a sus padres y obtener con ello más de su cuota justa de inversión materna.

No existe, por lo tanto, una respuesta general al problema de quién tiene mayores posibilidades de ganar la batalla de las generaciones. Lo que finalmente surgirá será un arreglo o concesión por ambas partes, para lograr una situación intermedia entre el ideal deseado por la criatura y lo deseado por la madre. Es una batalla comparable con la que se plantea entre el cuclillo y sus padres adoptivos, con seguridad no tan feroz, ya que los enemigos tienen intereses genéticos en común: son enemigos sólo hasta cierto punto o durante algunos períodos sensibles. Sin embargo, muchas de las tácticas utilizadas por los cuclillos, tácticas de engaño y explotación, pueden ser empleadas por los propios descendientes de los padres, aun cuando éstos carecerán del egoísmo total que se puede esperar de un cuclillo.

El presente capítulo y el siguiente, en el que analizaremos el conflicto entre las parejas, podrán parecer horriblemente cínicos y aun podrán resultar perturbadores para los padres humanos, consagrados como están a sus hijos y a sus semejantes. Una vez más. debo recalcar que no me estoy refiriendo a motivos conscientes. Nadie sugiere que los niños, deliberada y conscientemente, engañen a sus padres debido a los genes egoístas que poseen. Y debo repetir que cuando digo algo semejante a: «Una criatura no debería perder ninguna oportunidad de engañar, mentir, embaucar, explotar...», empleo la palabra «debería» de un modo especial. No estoy defendiendo este tipo de comportamiento como moral o deseable. Estoy, simplemente, expresando que la selección natural tenderá a favorecer a las criaturas que actúen de dicha manera y que, por lo tanto, cuando observamos a poblaciones salvajes podemos esperar ver engaños y egoísmo en el seno de las familias. La frase «la criatura debería engañar» significa que los genes que tienden a hacer que las criaturas engañen poseen una ventaja en el acervo génico. Si existe una moraleja humana que podamos extraer, es que debemos *enseñar* a nuestros hijos el altruismo ya que no podemos esperar que éste forme parte de su naturaleza biológica.

IX. LA BATALLA DE LOS SEXOS

Si existe un conflicto de intereses entre padres e hijos, que comparten el 50% de los genes respectivos, ¿cuánto más grave no habrá de ser el conflicto entre la pareja, cuyos miembros no están emparentados entre sí?[44] Todo lo que tienen en común es el 50% de inversión genética en los mismos hijos. Desde el momento en que tanto el padre como la madre están interesados en el bienestar de las diferentes mitades de los mismos niños, podrá haber alguna ventaja para ambos si cooperan mutuamente en criar a dichos niños. Sin embargo, si uno de los progenitores logra invertir menos de su justa proporción de valiosos recursos en cada hijo, será quien saque el mejor partido, ya que tendrá más para invertir en otros hijos engendrados con otras parejas sexuales y, de esta manera, podrá propagar más sus genes. Cabe suponer, por lo tanto, que cada miembro de la pareja tratará de explotar al otro, intentando forzar al compañero a invertir más en sus hijos. Idealmente, lo que a un individuo debiera «agradarle» (no me estoy refiriendo a goce físico, aun cuando también podría darse) sería copular con tantos seres del sexo opuesto como fuera posible, dejando al compañero o compañera que criase a los hijos. Como veremos más adelante, este estado de cosas ha sido logrado por los machos en varias especies, pero en otras los machos son obligados a compartir, en partes iguales, el peso de criar a los hijos. Esta perspectiva de asociación sexual como una relación de desconfianza y explotación mutua ha sido recalcada especialmente por Trivers. Es una noción relativamente nueva para los etólogos. Solíamos considerar el comportamiento sexual, la copulación y el cortejo que la precede, como una aventura esencialmente cooperativa asumida en beneficio mutuo, ¡e incluso por el bien de las especies!

---

[44] Como suele suceder, esta frase inicial oculta un implícito «siendo las demás cosas iguales». Obviamente, los compañeros tienen la probabilidad de beneficiarse mucho de la cooperación. Esto se plantea una y otra vez durante todo el capítulo. Después de todo, es probable que los compañeros estén implicados en un juego de suma no cero, en el que ambos pueden aumentar sus ganancias mediante la cooperación, en vez de que la ganancia de uno suponga, necesariamente, una pérdida para el otro (explico esta idea en el capítulo XII). Ésta es una de las partes del libro en el que se acentuó excesivamente el tono hacia una concepción cínica y egoísta de la vida. Por entonces parecía necesario, pues la concepción dominante del cortejo animal se había desplazado demasiado en la dirección opuesta. Casi todo el mundo suponía, acríticamente, que los compañeros cooperarían permanentemente entre sí. Ni siquiera se consideraba la posibilidad de explotación. En este contexto histórico, el aparente cinismo de mi frase inicial resulta comprensible, pero hoy adoptaría un tono más suave. De forma similar, al final de este capítulo mis observaciones sobre los roles sexuales humanos me parecen hoy excesivamente ingenuas. Hay dos libros que analizan con más exactitud la evolución de las diferencias sexuales humanas: son el de Martin Daly y Margo Wilson, *Sex, evolution and behavior,* y el de Donald Symons *The evolution of human sexuality.*

Retrocedamos hasta los primeros orígenes e investiguemos la naturaleza fundamental de la masculinidad y la femineidad. En el capítulo III tratamos la sexualidad sin subrayar su asimetría básica. Aceptamos, simplemente, que algunos animales son denominados machos y otros hembras, sin interrogarnos sobre el significado de estas palabras. Pero ¿cuál es la esencia de la masculinidad? ¿Qué define, en el fondo, a una hembra? Nosotros, como mamíferos vemos que los sexos están definidos por conjuntos globales de características: posesión de un pene, el hecho de parir a los hijos, el amamantamiento por medio de unas glándulas lactíferas especiales, ciertos rasgos cromosómicos, etc. Este criterio para juzgar el sexo de un individuo está muy bien para los mamíferos, pero para los animales y plantas en general, no es más fiable que la tendencia a usar pantalones como un criterio para juzgar el sexo humano. En las ranas, por ejemplo, ningún sexo posee un pene. Quizás, entonces, las palabras macho y hembra no tengan un significado general. Son, después de todo, solamente palabras y si no las encontramos útiles para describir a las ranas estamos en total libertad para abandonarlas. Podríamos, arbitrariamente, dividir a las ranas en Sexo 1 y Sexo 2 si así lo deseásemos. Sin embargo, existe un rasgo fundamental en los sexos que puede ser utilizado para catalogar a los machos como machos y a las hembras como tales, a través de los animales y las plantas. Y es que las células sexuales o «gametos» de los machos son mucho más pequeños y numerosos que los gametos de las hembras. Esta aseveración es válida tanto si nos referimos a los animales como a las plantas. Un grupo de individuos posee grandes células sexuales y es conveniente emplear la palabra hembra para ellos. El otro grupo, que por conveniencia denominamos macho, posee células sexuales pequeñas. La diferencia es especialmente pronunciada en los reptiles y en las aves, en los cuales una única célula es bastante grande y nutritiva para alimentar a una criatura en desarrollo durante varias semanas. Aun en los humanos, donde el óvulo es microscópico, supera varias veces en tamaño al espermatozoide. Como podremos apreciar más adelante, es posible interpretar todas las demás diferencias que existen entre los sexos como derivados de esta diferencia básica.

En ciertos organismos primitivos —por ejemplo, en algunos hongos— no se presenta esta diferenciación entre machos y hembras, aun cuando tiene lugar cierto tipo de reproducción sexual. En el sistema conocido como isogamia los individuos no están divididos en dos sexos. Cualquiera de ellos puede acoplarse con cualquier otro. No existen dos tipos diferentes de gametos —espermatozoides y óvulos— sino que todas las células son iguales, llamadas isogametos. Los nuevos individuos se forman por la fusión de dos isogametos, cada uno de ellos producido por división meiótica. Si tenemos tres isogametos, *A, B* y *C, A* podría fusionarse con *B o C, y B* podría fusionarse con *A o C.* Ello no podría suceder en sistemas sexuales normales. Si *A* es un espermatozoide y puede fusionarse con B o C, luego *B* y *C* deben ser células sexuales femeninas y B no podría fusionarse con *C.*

Cuando dos isogametos se fusionan, ambos contribuyen con igual número de genes para formar el nuevo individuo, y también aportan la misma cantidad de reservas alimenticias. Los espermatozoides y los óvulos contribuyen, de forma equitativa, en el número de genes, pero los óvulos otorgan mucho más en cuanto a reservas alimenticias:

en realidad, los espermatozoides no cooperan en absoluto y sólo están interesados en transportar sus genes, lo más rápido posible, al óvulo. En el momento de la concepción, por lo tanto, el padre ha invertido menos de la cuota que le corresponde (es decir, el 50%) de sus recursos en su descendiente. Ya que cada espermatozoide es tan pequeño, un macho puede permitirse fabricar millones de ellos cada día. Ello significa que es, potencialmente, capaz de engendrar un número considerable de hijos en un período de tiempo muy breve, empleando con este fin a diferentes hembras; hecho sólo posible porque cada nuevo embrión es dotado por la madre, en cada caso, del alimento adecuado. Este último factor establece un límite al número de hijos que pueda tener una hembra, pero el número de hijos que pueda tener un macho es, virtualmente, ilimitado. Es aquí donde empieza la explotación femenina.[45]

---

[45] Hoy parece erróneo subrayar la disparidad entre el tamaño del esperma y el del óvulo como base de los roles sexuales. Por pequeño y barato que sea un espermatozoide, está lejos de ser barato producir millones de espermatozoides e inyectarlos con éxito en una hembra, frente a todos los competidores. Hoy prefiero el siguiente enfoque para explicar la fundamental asimetría entre machos y hembras.

Supongamos que partimos con dos sexos que no tienen ninguno de los atributos particulares de machos y hembras. Llamémosles con nombres neutros, como A y B. Todo lo que tenemos que especificar es que cada apareamiento ha de ser entre un A y un B. Ahora, cualquier animal, sea un A o un B, se enfrenta a una transacción compensatoria. El tiempo y esfuerzo dedicados a luchar con los rivales no puede dedicarse a criar a la progenie existente, y viceversa. Puede esperarse que cualquier animal reparta su esfuerzo entre estas tareas rivales. La idea a la que voy a llegar es que las A pueden establecer un diferente equilibrio que las B y que, una vez alcanzado, es probable que se produzca entre ellos una disparidad cada vez mayor.

Para comprobarlo, supongamos que ambos sexos, los A y los B, difieren entre sí desde el principio en la posibilidad de influir en su éxito invirtiendo en hijos o invirtiendo en luchar (utilizo el término «lucha» para referirme a todos los tipos de competición directa entre miembros de un mismo sexo). Al principio, la diferencia entre los sexos puede ser muy ligera, pues, de acuerdo con mi tesis, tiene una inherente tendencia a aumentar. Pongamos que los A empiezan consiguiendo con la lucha una mayor contribución a su éxito reproductor del que procura la conducta parental; por otra parte, los B empiezan a contribuir con la conducta parental ligeramente más que con la lucha a la variación de *su* éxito reproductor. Esto significa, por ejemplo, que aunque un A se beneficie por supuesto de los cuidados parentales, la diferencia entre un cuidador de éxito y un cuidador fracasado entre los A es menor que la diferencia entre un luchador de éxito y un luchador fracasado entre los A. Entre los B sucede exactamente lo contrario. De este modo, para una determinada cantidad de esfuerzo, un A puede beneficiarse mediante la lucha, mientras que un B tiene más probabilidades de beneficiarse desplazando su esfuerzo desde la lucha hacia el cuidado parental.

Por lo tanto, en las generaciones posteriores los A lucharán un poco más que sus padres, y los B lucharán un poco menos y cuidarán un poco más que sus progenitores. Entonces la diferencia entre el mejor A y el peor A con respecto a la lucha será aún mayor, y la diferencia entre el mejor A y el peor A con respecto a los cuidados será aun menor. Por lo tanto, un A tiene todavía más beneficio aplicando su esfuerzo a la lucha, y menos aplicando su esfuerzo a los cuidados. En las sucesivas generaciones, sucederá exactamente

Parker y otros han demostrado que esta asimetría pudo evolucionar a partir de un estado originalmente isógamo. En los días en que todas las células eran intercambiables y aproximadamente del mismo tamaño, habría algunas que, por casualidad, eran levemente mayores que otras. En ciertos aspectos, un isogameto grande tendría alguna ventaja sobre los de tamaño medio, quizá debido a que podía darle a su embrión un buen comienzo al otorgarle una mayor cuota inicial de alimento. Por lo tanto, puede que hubiera una tendencia evolutiva favorable a los grandes gametos. Pero había una trampa. La evolución de los isogametos de tamaño más grande que el estrictamente necesario pudo abrir la puerta a la explotación egoísta. Los individuos que producían gametos *más pequeños* que los usuales podían morir, a menos que se asegurasen de que sus pequeños gametos se fusionaran con los más grandes. Ello podía lograrse haciendo que los pequeños fuesen más móviles y capaces de buscar activamente a los más grandes. Para un individuo, la ventaja de producir pequeños y ágiles gametos radicaría en que podía permitirse fabricar un mayor número de ellos y, por lo tanto, potencialmente era capaz de tener más hijos. La selección natural favorecería la producción de células sexuales pequeñas que buscaban activamente a las grandes para fusionarse con ellas. Así. podemos suponer que evolucionaron dos «estrategias» sexuales divergentes. Hubo la estrategia de gran inversión u «honesta». Esta, automáticamente, abrió el camino a la estrategia de pequeña inversión, explotadora o «mezquina». Una vez iniciada la divergencia entre las dos estrategias, continuaría de forma incontrolada. Las células de tamaño intermedio, o medianas, habrían sido penalizadas, ya que no gozaban de las ventajas de ninguna de las dos estrategias extremas. Las «mezquinas» evolucionarían hasta reducir cada vez más su tamaño e incrementar su movilidad. Las honestas evolucionarían aumentando progresivamente su tamaño con el fin de compensar la inversión cada vez más pequeña que aportaban las mezquinas, y se tornarían inmóviles

---

lo contrario con los B. La idea básica es que una pequeña diferencia inicial entre los sexos puede ser autorreforzante: la selección puede comenzar con una leve diferencia inicial y hacerla crecer cada vez más, hasta que los A se vuelven lo que hoy llamamos machos y los B lo que hoy llamamos hembras. La diferencia inicial puede ser lo suficientemente pequeña como para surgir de forma aleatoria. Después de todo, es improbable que las condiciones de partida de ambos sexos sean idénticas. Como se habrá notado, esto se parece bastante a la teoría, original de Parker, Baker y Smith, de la separación temprana de los gametos en espermatozoides y óvulos. La argumentación presentada es de carácter más general. La separación entre óvulos y espermatozoides constituye sólo uno de los aspectos de una separación más básica de los roles sexuales. En vez de considerar primaria la separación óvulo-espermatozoide y de rastrear hasta dicha separación todos los atributos característicos de los machos y de las hembras, disponemos ahora de una argumentación que explica del mismo modo la separación espermatozoide-óvulo y otros aspectos. Sólo tenemos que suponer que hay dos sexos que tienen que aparearse entre sí; no tenemos que saber nada más sobre dichos sexos. Partiendo de este supuesto mínimo, esperamos positivamente que, por iguales que puedan ser desde el principio ambos sexos, divergirán en dos sexos que se especializarán en técnicas reproductoras opuestas y complementarias. La separación entre espermatozoides y óvulos es el síntoma de una separación más general, y no la causa de ésta.

porque siempre serían activamente buscadas por las mezquinas. Cada una de las honestas habría «preferido» fusionarse con otra del mismo tipo. Pero la presión ejercida por la selección para rechazar a las mezquinas sería menor que la presión ejercida sobre las mezquinas para deslizarse bajo la barrera: las mezquinas tenían más que perder, y por esto ganaron la batalla evolutiva. Las honestas se convirtieron en óvulos, y las mezquinas, en espermatozoides.

Luego, los machos parecen ser individuos sin mucho valor y, por simples consideraciones basadas en el «bien de las especies», cabía esperar que se tornaran menos numerosos que las hembras. Desde el momento en que un macho, teóricamente, produce bastantes espermatozoides para atender un harén de 100 hembras, podríamos suponer que en las poblaciones animales las hembras superarían en número a los machos en una proporción de 100 a 1. Otra forma de expresar lo mismo sería decir que el macho es más «consumidor» y la hembra más «valiosa» para las especies. Por supuesto, desde el punto de vista de las especies consideradas en su conjunto, ello es perfectamente cierto. Para tomar un ejemplo extremo, en un estudio realizado sobre elefantes marinos, el 4% de los machos eran los protagonistas del 88% de las cópulas observadas. En este caso, como en muchos otros, existe un gran excedente de machos célibes, los cuales probablemente nunca tuvieron una oportunidad de copular en toda su vida y comen las reservas de alimentos de una población con igual apetito que los demás adultos. Desde el punto de vista del «bien de las especies», esto constituye un horrible derroche; los machos «extra» podrían ser considerados como parásitos sociales. Éste es un ejemplo más de las dificultades con que se enfrenta la teoría de la selección de grupos. La teoría del gen egoísta, por otra parte, no tiene dificultad en explicar el hecho de que el número de hembras y de machos tiende a ser igual, aun cuando los machos que realmente participan en la reproducción sólo constituyen una pequeña fracción de la cantidad total. La explicación fue dada, por primera vez, por R. A. Fisher.

El problema de cuántos nacen machos y cuántos nacen hembras constituye un caso especial de un problema de estrategia en los progenitores. Así como tratamos la cuestión del tamaño óptimo familiar para uno de los progenitores que intenta potenciar al máximo la supervivencia de sus genes, también podemos considerar la proporción óptima sexual. ¿Es mejor confiar nuestros preciosos genes a hijos o a hijas? Supongamos que una madre invierte todos sus recursos en hijos y, por lo tanto, nada le resta para invertir en hijas: ¿contribuiría más, como promedio, al acervo génico del futuro que una madre rival que invirtió en hijas? ¿Acaso los genes para preferir hijos se tornan más o menos numerosos que los genes para preferir hijas? Lo que Fisher demostró fue que, en circunstancias normales, la proporción sexual óptima es de 50:50. Con el fin de comprender esta aseveración debemos conocer primero algo sobre el mecanismo de determinación de los sexos.

En los mamíferos, el sexo se determina genéticamente de la siguiente manera: todos los óvulos son capaces de desarrollarse hasta convertirse en un macho o una hembra; los espermatozoides son los que portan los cromosomas que determinan el sexo. La mitad de los espermatozoides producidos por un hombre determinan el sexo femenino —son los espermatozoides X—, y la otra mitad —los espermatozoides Y— determinan el

masculino. Los dos tipos de espermatozoides tienen el mismo aspecto. Se diferencian sólo respecto a un cromosoma. Un gen para hacer que un padre tenga únicamente hijas puede lograr su objetivo haciendo que sólo produzca espermatozoides X. Un gen para hacer que una madre tenga sólo hijas puede operar haciendo que segregue un espermicida selectivo o haciendo que aborte los embriones machos. Lo que buscamos es algo equivalente a una estrategia evolutivamente estable (EEE), si bien en este caso, aún más que en el capítulo sobre la agresión, estrategia es meramente una forma de expresión. Un individuo no puede escoger, deliberadamente, el sexo de sus hijos. Pero los genes que tiendan a que los hijos tengan un sexo u otro son posibles. Si suponemos que tales genes que favorecen las desiguales proporciones entre los sexos existen, en el acervo génico cualquiera de ellos tiene posibilidades de llegar a ser más numeroso que sus rivales alelos. Ahora bien, ¿podrían prevalecer sobre aquellos que favorecen una proporción equitativa entre los sexos?

Supongamos que entre los elefantes marinos, mencionados anteriormente, surgiera un gen mutante que tendiera a hacer que los progenitores tuviesen, en su mayoría, hijas. Puesto que no existe escasez de machos en la población, las hijas no encontrarían dificultad en encontrar compañeros y el gen para fabricar hijas se expandiría. La proporción entre los sexos de dicha población podría entonces empezar a modificarse, tendiendo a que hubiese un excedente de hembras. Desde el punto de vista del bien de las especies, ello estaría muy bien, ya que unos cuantos machos son sin duda capaces de proporcionar todos los espermatozoides necesarios, incluso para un considerable excedente de hembras, como ya hemos visto. Superficialmente, por lo tanto, podemos suponer que el gen para producir hijas continuaría expandiéndose hasta que la proporción entre los sexos estaría tan desequilibrada que los pocos machos restantes, trabajando hasta la extenuación, apenas podrían arreglárselas. Pues bien, imagínese la enorme ventaja genética que gozarían los escasos padres que tuvieran hijos. Cualquiera que invirtiera en un hijo tendría una excelente oportunidad de ser abuelo de cientos de elefantes marinos. Aquellos que producen nada más que hijas se aseguran unos pocos nietos, cantidad insignificante comparada con las gloriosas posibilidades genéticas que se abren ante cualquiera que se especialice en hijos. Por lo tanto, los genes para producir hijos tenderán a hacerse más numerosos y el péndulo volverá a su posición anterior.

Con el fin de simplificar el planteamiento me he referido al movimiento del péndulo. En la práctica nunca se habría permitido que el péndulo oscilara hasta ese extremo en el sentido de la dominación femenina, porque la presión para tener hijos habría empezado a empujarlo hacia atrás tan pronto como la proporción se hubiese tornado desigual. La estrategia de producir un número igual de hijos e hijas es una estrategia evolutivamente estable, en el sentido de que cualquier gen que se aparte de ella sufrirá pérdida segura.

He contado la historia en términos de número de hijos contra número de hijas. Lo hice así con el afán de simplificar las cosas, pero estrictamente debería exponerse en términos de inversión de los progenitores, significando con ello todos los alimentos y demás recursos que los padres tienen para ofrecer, medidos en la forma en que lo tratamos en el capítulo anterior. Los padres deberían *invertir* de manera equitativa entre

hijos e hijas. Ello significa, normalmente, que debieran tener, numéricamente, tantos hijos como hijas. Pero podría haber proporciones desiguales de sexos que fuesen evolutivamente estables, siempre que a ello correspondieran desiguales cantidades de recursos invertidas en los hijos y las hijas. En el caso de los elefantes marinos, una política consistente en tener tres veces más hijas que hijos, pero haciendo de cada hijo un supermacho a base de invertir el triple de alimentos y demás recursos en él, sería estable. Al invertir más alimentos en un hijo y lograr así que sea grande y fuerte, unos padres podrían incrementar sus oportunidades de obtener el premio supremo de un harén. Pero éste es un caso especial. Normalmente la cantidad invertida en cada hijo será más o menos proporcional a la cantidad invertida en cada hija, y la proporción entre los sexos, en términos numéricos, suele ser de uno a uno.

En su largo viaje a través de las generaciones, un gen promedio pasará aproximadamente la mitad de su tiempo situado en cuerpos de machos y la otra mitad en los de hembras. Algunos efectos de los genes se manifiestan sólo en los cuerpos de uno de los sexos. Son los denominados efectos genéticos limitados por el sexo. Un gen que controle la longitud del pene expresa sus efectos sólo en el cuerpo de los machos, pero también es portado en el cuerpo de las hembras y puede ejercer un efecto totalmente diferente en ellas. No existe una razón por la cual un hombre no pueda heredar de su madre la tendencia a desarrollar un pene largo.

En cualquiera, de los dos tipos de cuerpo en que se encuentre, podemos esperar que un gen haga el mejor uso de las oportunidades ofrecidas por tal tipo de cuerpo. Dichas oportunidades pueden diferir en gran medida, según se trate de un macho o de una hembra. Como aproximación conveniente, podemos asumir, una vez más, que cada cuerpo individual es una máquina egoísta que intenta hacer lo que sea mejor para sus genes. La mejor política a seguir por tal máquina egoísta, a menudo será una cosa si es un macho y otra muy diferente si es una hembra. Con el fin de ser breves, recurriremos de nuevo al convencionalismo de considerar al individuo como si tuviese un propósito consciente. Como hicimos antes, tendremos presente que se trata sólo de una forma de expresión. En realidad, un cuerpo es una máquina ciegamente programada por sus genes egoístas.

Consideremos nuevamente a la pareja con la que empezamos el presente capítulo. Ambos miembros, como máquinas egoístas que son, «desean» hijos e hijas en igual número. Hasta este punto los dos concuerdan. En lo que no están de acuerdo es sobre quién va a soportar lo más arduo del costo de criar a cada uno de los hijos. Ambos desean que sobrevivan tantos hijos como sea posible. Cuantos menos recursos se vean obligados a invertir, tanto él como ella, en cualquiera de estos hijos, más hijos podrán tener cada uno de ellos. La forma obvia de alcanzar este deseable estado de cosas es inducir al otro —a él o a ella— a invertir más de lo que a él o a ella les corresponda, en justicia, de sus recursos en cada hijo, quedando así uno de los dos en libertad para tener otros hijos con otros compañeros sexuales. Ésta sería una estrategia deseable para cada sexo, pero es más difícil de lograr para la hembra. Puesto que ella empieza a invertir más que el macho, en la forma de su óvulo grande y rico en alimentos, una madre se encuentra, a partir del instante mismo de la concepción, más «comprometida», de manera más profunda, con

cada hijo que el padre. Se arriesga a perder más si el hijo muere; tendrá que hacer *en el futuro* una inversión mayor con el fin de conseguir que un nuevo hijo, sustituto del que perdió, alcance el mismo nivel de desarrollo que ya había logrado el anterior. Si intentara la táctica de dejar al padre con la criatura e irse con otro macho, el padre podría, a un costo relativamente bajo para él, vengarse y abandonar también a la criatura. Por lo tanto, al menos en las primeras etapas del desarrollo del hijo, es probable que sea el padre quien abandone a la madre en lugar de provocarse la situación inversa. De manera similar, se puede esperar que las hembras inviertan más en los hijos que los machos, no solamente al principio sino durante todo el desarrollo. Es así como en los mamíferos, por ejemplo, la hembra es la que incuba al feto en su propio cuerpo, ella es quien fabrica la leche para amamantarlo cuando nace y la que carga con el peso de criarlo y protegerlo. El sexo femenino es explotado, y la base evolutiva fundamental para dicha explotación radica en el hecho de que los óvulos son más grandes que los espermatozoides.

En muchas especies, por supuesto, el padre trabaja ardua y fielmente para cuidar a los jóvenes. Pero aun así, podemos esperar que, normalmente, habrá cierta presión evolutiva sobre los machos para que inviertan un poco menos en cada hijo y para que intenten tener más hijos de diferentes compañeras sexuales. Quiero decir con ello que en los genes existirá una tendencia a indicar: «Cuerpo, si eres un macho deja a tu compañera un poco antes de que mi alelo rival te lo pida y busca a otra hembra», con el fin de tener éxito en el acervo génico. En la práctica, la extensión en que esta presión evolutiva prevalece varía, considerablemente, de una especie a otra. En muchas —por ejemplo, en las aves del paraíso—, la hembra no recibe ayuda, en absoluto, del macho y cría a sus hijos sola. Otras especies, tales como las gaviotas, forman parejas monógamas de ejemplar fidelidad, y ambos progenitores cooperan en el trabajo de criar a sus hijos. Debemos suponer, en este caso, que ha operado alguna contrapresión evolutiva: debe haber una penalización unida a la estrategia de la egoísta explotación por parte del macho, así como un beneficio, y en las gaviotas la penalización es mayor que el beneficio. En todo caso, sólo compensará al padre abandonar a su compañera y a su hijo si la compañera tiene unas probabilidades razonables de criar sola a sus hijos.

Trivers ha considerado los posibles cursos de acción que puede seguir una madre que ha sido abandonada por su compañero. Lo mejor sería que intentase engañar a otro macho para que adoptase a su hijo, e inducirlo a «pensar» que era suyo. Ello no sería demasiado difícil si aún es un feto, si aún no ha nacido. Por supuesto, la criatura porta la mitad de sus genes y ninguno en absoluto del crédulo padre adoptivo. La selección natural penalizará severamente tal credulidad en los machos y favorecerá, en realidad, a aquellos que tomen medidas para matar a cualquier potencial hijo adoptivo tan pronto como se una a su nueva pareja. Ésta es, probablemente, la explicación del así llamado efecto Bruce: el ratón macho segrega un producto químico que, al ser olido por una hembra preñada, puede causarle el aborto. Sólo aborta si el olor es diferente del de su antiguo compañero. De esta manera, el ratón macho destruye a sus potenciales hijos adoptivos y deja a su nueva compañera en actitud receptiva ante sus propios requerimientos sexuales. De paso, mencionaré que Ardrey considera el efecto Bruce como ¡un mecanismo de control de la población! Un ejemplo similar es el ofrecido por

los leones machos, los cuales, cuando recién se integran a una manada matan, en ocasiones, a los cachorros que en ella se encuentren, presumiblemente porque no son sus propios hijos.

Un macho puede lograr el mismo resultado sin matar, necesariamente, a sus hijos adoptivos. Puede imponer un período de prolongado cortejo antes de copular con una hembra, impidiendo que se escape al mismo tiempo que aleja a todos los otros machos que a ella se acercan. De esta manera puede esperar y observar si ella está albergando en su seno a algunos hijos adoptivos y, si así fuese, puede abandonarla. Más adelante veremos una razón por la cual una hembra podría desear un largo período de «compromisos antes de la copulación. Acabamos de presentar una razón por la cual un macho podría desear, también, aguardar. Siempre que él pueda mantenerla aislada de todo contacto con otros machos, evitará ser el inconsciente benefactor de los hijos de otro macho.

Asumiendo que una hembra abandonada no pueda engañar a un nuevo macho para que adopte a sus hijos, ¿qué otra alternativa le resta? Mucho puede depender de la edad que tenga el hijo. Si acaba de ser concebido, es cierto que ella ha invertido un óvulo completo y quizás algo más, pero aún puede compensarle abortar y encontrar a un nuevo compañero tan pronto como le sea posible. En estas circunstancias será de ventaja mutua, tanto para ella como para su nuevo compañero, que ella aborte: estamos suponiendo que no tiene esperanza alguna de engañarlo para que adopte al hijo por nacer. Esto podría explicar por qué el efecto Bruce sirve desde el punto de vista de la hembra.

La otra opción que le queda a la hembra abandonada es soportar su situación y criar el hijo ella sola. Esta medida le compensará especialmente si el hijo ya es bastante grande. Cuanto mayor sea, más habrá invertido en él y menos le restará para finalizar el trabajo de criarlo. Aun si es bastante pequeño, podría todavía compensarle el tratar de salvar algo de su inversión inicial, aun cuando tenga que trabajar el doble para alimentarlo después que el macho la ha abandonado. A ella no le sirve de consuelo el saber que la criatura contiene la mitad de los genes del padre y que podría vengarse de él abandonándola. No sirve un acto de venganza por la venganza misma. La criatura porta la mitad de los genes de la madre, y ahora el dilema la afecta sólo a ella.

Paradójicamente, una política razonable a seguir por una hembra que se encuentre en peligro de ser abandonada, podría ser la de abandonar al macho *antes* de que éste lo haga. Ello podría compensarla, aun si ella ha invertido más en la criatura que el padre. La desagradable verdad es que, en ciertas circunstancias, la ventaja favorece al miembro de la pareja que abandona *primero,* ya se trate del padre o de la madre. Según Trivers lo expone, el compañero que queda atrás se ve enfrentado a un duro aprieto. Es un argumento bastante horrible pero muy sutil. Se podría esperar que un padre o madre desertara en el momento en que es posible para él o para ella decir lo siguiente: «Esta criatura está bastante desarrollada para que cualquiera de nosotros *pueda* terminar de criarla. Por lo tanto, me compensaría hacer abandono en este momento, siempre que esté seguro de que mi compañero no lo abandonará también. Si yo me voy ahora, mi compañero hará lo que sea mejor para sus genes. Se verá forzado a tomar una decisión mucho más drástica que la que estoy tomando yo ahora, porque yo ya no estaré presente.

Mi compañero "sabrá" que si él (o ella) también lo abandona, la criatura seguramente morirá. Por lo tanto, suponiendo que mi compañero tome la decisión que le convenga más a sus genes egoístas, llego a la conclusión de que mi mejor curso de acción es abandonarlo primero. Ello es especialmente cierto, ya que mi compañero puede estar "pensando" lo mismo que yo y puede tomar la iniciativa de abandonarme en cualquier instante.» Al igual que en las otras ocasiones, el soliloquio subjetivo tiene sólo la intención de ilustrar el tema tratado. El punto importante radica en que los genes para abandonar *primero* podrían ser seleccionados favorablemente, sólo por la razón de que los genes para abandonar *después* no lo serían.

Hemos considerado algunas de las posibilidades que tendría una hembra que ha sido abandonada por el macho. Pero todas ellas tienen el aspecto de buscar la mejor solución a un mal asunto. ¿Hay algo que la hembra pueda hacer para reducir, en primer lugar, el grado de su explotación por parte del macho? Tiene una poderosa carta en su mano. Puede negarse a copular. Ella se encuentra en demanda, en el mercado del vendedor. Ello se debe a que trae la dote de un óvulo grande y nutritivo. Un macho que copula con éxito gana una valiosa reserva de alimento para su descendiente. La hembra se encuentra, potencialmente, en condiciones de regatear duro antes de copular. Una vez que lo ha hecho ya ha jugado su as: su óvulo ha sido confiado al macho. No está mal hablar de duros regateos, pero sabemos muy bien que no es así. ¿Hay alguna forma realista en la cual algo equivalente a un duro regateo pueda desarrollarse en la selección natural? Consideraré dos posibilidades principales, denominadas la estrategia de la felicidad conyugal y la estrategia del macho viril.

La versión mas simple de la estrategia de la felicidad conyugal es la siguiente: la hembra examina a los machos y trata de descubrir signos de fidelidad y de domesticidad por adelantado. Tiende a haber variaciones en la población de machos en cuanto a su predisposición a ser maridos fieles. Si las hembras pudieran detectar tales cualidades de antemano, se podrían beneficiar escogiendo a aquellos machos que poseyesen tales características. Una manera que tiene la hembra de probar al macho es no ceder a los requerimientos de este último durante un largo período, ser esquiva. Cualquier macho que no tenga bastante paciencia para esperar hasta que la hembra, al fin, consienta en copular, no tiene muchas posibilidades de resultar una buena apuesta en lo referente a que sea un marido fiel. Al insistir en un prolongado período de compromiso, una hembra elimina a los aspirantes informales y finalmente sólo copula con un macho que ha demostrado de antemano sus cualidades de fidelidad y perseverancia. Entre los animales es un hecho muy frecuente que las hembras se muestren esquivas y que se den prolongados períodos de cortejo o de compromiso. Como ya hemos visto, un compromiso de larga duración puede también beneficiar al macho en las situaciones en que existe el peligro de ser engañado para que cuide a los hijos de otro macho.

Los rituales de galanteo incluyen, a menudo, una considerable inversión previa a la copulación por parte del macho. La hembra puede negarse a copular hasta que el macho le haya construido un nido. O el macho puede haber tenido que proveerla con cantidades sustanciales de alimentos. Esto es, por supuesto, muy bueno desde el punto de Vista de la hembra, pero sugiere, también, otra posible visión de la estrategia de felicidad conyugal.

¿Podrían las hembras obligar a los machos a invertir de manera considerable en sus descendientes *antes* de permitírseles copular, de forma que ya no le compensara al macho abandonar a la hembra *después* de la copulación? La idea es sugerente. Un macho que espera a una hembra esquiva para que al fin copule con él, está pagando un costo: está renunciando a la oportunidad de copular con otras hembras y está gastando bastante tiempo y energía en cortejarla. Cuando, por fin, se le permite copular con dicha hembra determinada, se verá, inevitablemente, «comprometido» con ella. Tendrá pocas tentaciones de dejarla, si sabe que cualquier hembra que escoja en el futuro obrará con dilación, de igual forma que la anterior, antes de consentir.

Según lo demostré en una ponencia, existe un error en el razonamiento de Trivers. Pensó que una inversión previa obligaba, por sí, a un individuo a efectuar futuras inversiones. Ésta es una economía engañosa. Un hombre de negocios nunca debe decir: «He invertido ya tanto en la línea aérea Concorde (por ejemplo) que no me puedo dar el lujo de abandonar el negocio ahora». En lugar de ello, debería siempre preguntarse si le compensará *en el futuro* poner fin a sus pérdidas, y abandonar el proyecto ahora, aun cuando haya invertido considerablemente en él. De manera similar, no sirve que una hembra obligue a un macho a invertir mucho en ella con la esperanza de que este factor, por sí propio, disuada al macho de abandonarla más adelante. Esta versión de la estrategia de felicidad doméstica depende de otra hipótesis crucial, a saber: la mayoría de las hembras están dispuestas a jugar el mismo juego. Si en una población hay hembras que no tienen compañero y que se encuentran listas para dar la bienvenida a aquellos machos que han abandonado a sus esposas, compensará a un macho abandonar a su esposa, no importa cuánto haya invertido ya en sus hijos.

Por lo tanto, mucho depende de cómo se comporta la mayoría de las hembras. Si se nos permitiera pensar en términos de una conspiración de las hembras, entonces no habría problema alguno. Pero una conspiración de las hembras no podría evolucionar más que la conspiración de las palomas que consideramos en el capítulo V. En lugar de ello debemos buscar estrategias evolutivamente estables. Tomemos el método de Maynard Smith para analizar las contiendas agresivas y apliquémoslo al sexo.[46] Será un poco más

---

[46] Esta idea de intentar hallar una síntesis evolutiva estable de estrategias en un sexo, equilibrada por otra síntesis evolutiva estable de estrategias en otro sexo, ha sido desarrollada recientemente por el propio Maynard Smith y también, de modo independiente, pero en dirección similar, por Alan Grafen y Richard Sibly. El artículo de Grafen y Sibly es técnicamente más avanzado, y el Maynard Smith más fácil de explicar. Vamos a resumirlo. Maynard Smith comienza considerando dos estrategias, denominadas *guarda y deserción,* que pueden ser adoptadas por cualquiera de los dos sexos. Igual que en mi modelo tímido/lanzado y fiel/tenorio, lo interesante es: ¿qué combinación de estrategias de los machos son estables frente a qué combinaciones de estrategias de las hembras? La respuesta depende de la suposición relativa a las circunstancias económicas particulares de la especie. Pero es interesante señalar que, por mucho que se varíen los supuestos económicos, no dispone de todo un cortejo de resultados estables en variación cuantitativa. El modelo tiende a apuntar hacia uno de sólo cuatro resultados estables. Los resultados estables se denominan de acuerdo con las especies animales que los ilustran. Son el

complicado que el caso de los halcones y las palomas, ya que tendremos dos estrategias femeninas y dos estrategias masculinas.

Al igual que en el análisis de Maynard Smith, la palabra «estrategia» se refiere a un programa de comportamiento completamente inconsciente. Las dos estrategias femeninas serán denominadas *esquiva y fácil,* y las dos estrategias masculinas serán llamadas *fiel* y *galanteador.* Las reglas de comportamiento para los cuatro tipos son las siguientes: las hembras esquivas no copularán con un macho hasta que este último no haya superado un largo y costoso período de galanteo que puede durar varias semanas. Las hembras fáciles copularán de inmediato con cualquiera. Los machos fieles están preparados para continuar durante un largo período su galanteo, y después de la copulación permanecerán con la hembra y la ayudarán a criar a los hijos. Los machos galanteadores perderán rápidamente la paciencia si una hembra no copula con él inmediatamente y se alejarán en búsqueda de otra hembra; después de la copulación no permanecerán junto a la compañera ni actuarán como buenos padres, sino que se irán en pos de otras hembras. Como en el caso de los halcones y las palomas, éstas no son las únicas estrategias posibles, pero en todo caso, para aclarar nuestros conceptos, es útil estudiar sus efectos.

Al igual que Maynard Smith, utilizaremos algunos valores hipotéticos y arbitrarios para cifrar los diversos costos y beneficios. Para una aplicación más general podrían emplearse los símbolos algebraicos, pero los números son más fáciles de comprender. Supongamos que el resultado genético obtenido por cada uno de los progenitores cuando un hijo ha sido criado con éxito es de +15 unidades. El costo de criar a un hijo, el costo de toda su alimentación, todo el tiempo gastado en cuidarlo y todos los riesgos corridos en su beneficio, es de -20 unidades. El costo se expresa en números negativos, porque es «pagado» por los padres. Es también negativo el costo de pérdida de tiempo en un cortejo prolongado. Supongamos que dicho costo sea de -3 unidades.

---

resultado Pato (macho deserta, hembra guarda), Espinoso (hembra deserta, macho guarda), Mosca de la fruta (ambos desertan) y Gibón (ambos guardan). Y he aquí algo aún más interesante. Recordemos que, en el capítulo 5, se afirmó que los modelos de EEE pueden establecerse en cualquiera de dos resultados igualmente estables. Bien, esto también sucede en el modelo de Maynard Smith. Lo especialmente interesante es que unas parejas particulares de resultados, frente a otras parejas, son conjuntamente estables en las mismas circunstancias económicas. Por ejemplo, en un marco de circunstancias, tanto Pato como Espinoso son estables. La suerte o, más exactamente, los accidentes de la historia evolutiva —las condiciones iniciales— determinan la estrategia realmente seguida. En otras circunstancias, tanto Gibón como Mosca de la fruta son estables. Una vez más, es el accidente histórico lo que determina cual de las dos se da en una determinada especie. Pero no hay circunstancias en las que Gibón y Pato, o Pato y Mosca de la fruta, sean simultáneamente estables. Este análisis de «compañero estable» (por acuñar un doble juego de palabras) de combinaciones congeniales y no congeniales de EEE tiene consecuencias interesantes para nuestras reconstrucciones de la historia evolutiva. Por ejemplo, nos hace esperar como probables ciertos tipos de transiciones entre sistemas de apareamiento, y otros como improbables. Maynard Smith analiza estas redes históricas en un breve examen de las pautas de apareamiento en todo el reino animal, terminando con una memorable interrogación retórica: ¿por qué no lactan los mamíferos macho?

Imaginemos que tenemos una población en la cual todas las hembras son esquivas, y todos los machos, fieles. Es una sociedad monógama ideal. En cada pareja, tanto el macho como la hembra obtienen el mismo resultado como promedio. Obtienen +15 por cada hijo criado; comparten el costo de criarlo (-20) en partes iguales entre ambos, a un promedio de -10 para cada uno. Ambos pagan el castigo de -3 puntos por perder el tiempo en un galanteo prolongado. El resultado promedio para cada uno es, por lo tanto, de +15 -10 -3 = +2.

Supongamos ahora que una única hembra fácil se introduce en la población. A ella le va muy bien. No paga el costo de la demora ya que no cae en el galanteo prolongado. Desde el momento en que todos los machos de la población son fieles, puede estar segura de encontrar un buen padre para sus hijos sin importar el compañero que escoja. Su resultado final por hijo será +15 -10 = +5. Es un resultado mejor, con 3 unidades más que el de sus rivales esquivas. Por lo tanto, los genes para las fáciles empezarán a extenderse.

Si el éxito de las hembras fáciles es tan grande que llegan a predominar en la población, las cosas empezarán a cambiar, también, en el campo de los machos. Hasta entonces, los machos fieles habían tenido el monopolio. Pero ahora, si surge un macho galanteador en la población, le empezará a ir mejor que a sus rivales fieles. En una población en que todas las hembras son fáciles, las ganancias para un macho galanteador serán grandes, desde luego. Obtiene los +15 puntos si un hijo es criado con éxito, y no paga ninguno de los dos costos. Esta carencia de costos significa para él, principalmente, que se encuentra en libertad para partir y formar pareja con nuevas hembras. Cada una de sus infortunadas esposas lucha sola por sus hijos, pagando el costo total de los -20 puntos, aun cuando nada paga por perder el tiempo en el galanteo. El resultado neto final para una hembra fácil que encuentra a un galanteador es de +15 -20 = -5; el resultado para el galanteador mismo será de +15. En una población en que todas las hembras son fáciles, los genes de los galanteadores se esparcirán como un reguero de pólvora.

Si los galanteadores incrementan su número con tanto éxito que llegan a dominar el sector masculino de la población, las hembras fáciles se encontrarán en un aprieto espantoso. Cualquier hembra esquiva tendrá una fuerte ventaja sobre ellas. Si una hembra esquiva encuentra a un macho galanteador, no resultará nada. Ella insiste en un galanteo prolongado; él rehúsa y se aleja en búsqueda de otra hembra. Ninguna de las dos partes paga el costo del período de espera. Ninguno gana nada, tampoco, ya que no se gesta ningún hijo. Ello da un resultado neto de cero para una hembra esquiva en una población donde todos los machos son galanteadores. Un cero puede no parecer mucho, pero es mejor que -5, que es el costo promedio para una hembra fácil. Aun si una hembra fácil decide abandonar a sus hijos pequeños al ser abandonados por el galanteador, tendrá que pagar el costo considerable de un óvulo. De forma que los genes para las hembras esquivas empiezan a expandirse, nuevamente, a través de la población.

Para completar el hipotético círculo, cuando las hembras esquivas aumentan en número en tan gran medida que predominan los machos galanteadores, a los que tan bien les había ido con las hembras fáciles, empiezan a sentir la escasez. Hembra tras hembra insiste en un largo y arduo galanteo. Los galanteadores revolotean de hembra en hembra y la historia siempre es la misma. El resultado neto para un galanteador cuando todas las

hembras son esquivas, es cero. Ahora bien, si un único macho fiel apareciera, sería el único con el cual las hembras esquivas se unirían. Su resultado neto sería de +2, mejor que el de los galanteadores. Así es como los genes para los machos fieles empezarían a aumentar, y con ello completamos el círculo.

Al igual que en el caso del análisis de la agresión, he contado la historia como si hubiese una oscilación sin fin. Pero, de la misma manera que en el caso anterior, se puede demostrar que, en realidad, no habría tal oscilación. El sistema convergiría a un estado estable.[47] Si se hacen los cálculos, resulta que una población en que los $\left(\frac{5}{6}\right)$ de las hembras son esquivas, y los $\left(\frac{5}{8}\right)$— de los machos son fieles, es evolutivamente estable. Dicho resultado es, por supuesto, cierto en cuanto a los números arbitrarios determinados con los que empezamos, pero es fácil deducir cuál sería la proporción estable para otras hipótesis arbitrarias.

---

[47] Siento tener que decir que esta afirmación es incorrecta. Sin embargo, es incorrecta en un sentido interesante, por lo que no he eliminado el error y voy a dedicar un tiempo a su exposición. En realidad es el mismo tipo de error que Gale y Eaves hallaron en el trabajo original de Maynard Smith y Price. El mío fue advertido por dos biólogos matemáticos que trabajan en Austria, P. Schuster y K. Sigmund.

Yo había elaborado correctamente los cocientes de machos de fieles a tenorio, y de hembras de tímidas a lanzadas, en los que ambos tipos de machos tenían igual éxito y ambos tipos de hembras tenían igual éxito. Se trata en realidad de un equilibrio, pero omití averiguar si se trata de un equilibrio *estable.* Pudo haber sido un precario filo de cuchillo en vez de un seguro valle. Para comprobar la estabilidad, hemos de ver qué sucedería si alteramos ligeramente el equilibrio (si lanzas una pelota sobre el filo de un cuchillo, la pierdes; si la empujas desde el centro de un valle, la pelota vuelve). En mi ejemplo numérico particular, el cociente de equilibrio para los machos era de 5/8 fieles y 3/8 tenorios. Ahora bien, ¿qué sucedería si por azar la proporción de tenorios de la población aumenta hasta un valor ligeramente superior al equilibrio? Para poder calificar al equilibrio de estable y autocorrector, es preciso que los tenorios empiecen a funcionar peor inmediatamente. Por desgracia, como mostraron Schuster y Sigmund, no es esto lo que sucede. Por el contrario, ¡los tenorios empiezan a funcionar mejor! Su frecuencia en la población, pues, lejos de autoestabilizarse. es autorreforzante. Aumenta —aunque no para siempre, sino hasta cierto punto. Si simulamos el modelo dinámicamente con un ordenador, como yo he hecho, obtenemos un ciclo de repetición interminable. Irónicamente, éste es precisamente el ciclo que yo describí hipotéticamente en la página 197, pero pensaba que lo hacía meramente como recurso explicativo, lo mismo que hice con los halcones y las palomas. Por analogía con los halcones y las palomas supuse, erróneamente, que el ciclo era sólo hipotético, y que el sistema entraría en verdad en un equilibrio estable. La réplica de Schuster y Sigmund es irreprochable: En resumen: podemos, por tanto, sacar dos conclusiones:

a) Que la batalla de los sexos tiene mucho en común con la predación.

b) Que la conducta de los amantes es tan cambiante como la luna, y tan impredecible como el tiempo.

Por supuesto, la gente no necesita ecuaciones diferenciales para advertirlo.

Como en el análisis de Maynard Smith, no es necesario suponer que hay dos tipos diferentes de macho y dos tipos diferentes de hembras. La EEE podría lograrse igualmente si cada macho gastase $\left(\frac{5}{8}\right)$ de su tiempo siendo fiel y el resto de su tiempo como galanteador; y si cada hembra empleara $\left(\frac{5}{6}\right)$ de su tiempo siendo esquiva y $\left(\frac{1}{6}\right)$ siendo fácil. De cualquier forma que imaginemos esta estrategia evolutivamente estable, lo que significa es lo siguiente: cualquier tendencia para que los miembros de uno u otro sexo se desvíen de su relación apropiada será penalizada por el cambio consiguiente en la relación de las estrategias del otro sexo, lo que, a su vez, obrará en desventaja para el que se desvíe originalmente. Por lo tanto, la EEE será preservada.

Podemos llegar a la conclusión de que es ciertamente posible, para una población que consista en gran medida en hembras esquivas y en machos fieles, que evolucione. En estas circunstancias, la estrategia de felicidad doméstica para las hembras parece, ciertamente, operar. No necesitamos imaginar una conspiración de hembras esquivas. El ser esquiva puede, en efecto, beneficiar a los genes egoístas de una hembra.

La hembra puede llevar a la práctica este tipo de estrategia de diversas maneras. Ya he sugerido que una hembra puede rehusarse a copular con un macho que no le haya ya construido un nido, o al menos ayudado a hacerlo. En realidad es el caso de muchos pájaros monógamos, en que la copulación no tiene lugar hasta que el nido ha sido construido. El efecto de ello es que en el momento de la concepción el macho ha invertido en la criatura bastante más que sólo sus baratos espermatozoides.

Exigir a un macho pretendiente que construya un nido es para una hembra una forma efectiva de atraparlo. Cabría pensar que casi todo lo que cuesta al macho un esfuerzo considerable podría servir, en teoría, aun si tal costo no se pagase directamente en la forma de beneficio para los hijos por nacer. Si todas las hembras de una población obligaran a los machos a realizar un acto difícil y costoso, como matar a un dragón o escalar una montaña, antes de consentir en copular con ellos, podrían, en teoría, reducir la tentación de los machos a abandonarlas después de la copulación. Cualquier macho que se sintiese tentado a abandonar a su compañera y de esparcir más sus genes mediante otra hembra, sería disuadido por el pensamiento de que tendría que matar a otro dragón. En la práctica, sin embargo, es poco probable que las hembras impongan tales arbitrarias tareas como la muerte de un dragón o la búsqueda del Santo Grial a sus pretendientes. La razón radica en que una hembra rival que imponga una tarea no menos ardua pero sí más útil para ella y sus hijos, tendrá una ventaja mayor que aquellas hembras de mente más romántica que pretenden un trabajo por amor que no tenga sentido práctico. El hecho de construir un nido puede ser menos romántico que matar a un dragón o cruzar a nado el estrecho de los Dardanelos, pero es mucho más útil.

También es útil para la hembra la práctica, que ya he mencionado, de la alimentación que el macho debe darle a su futura compañera durante el período de galanteo. En los pájaros, este comportamiento ha sido, a menudo, considerado como un tipo de regresión al comportamiento juvenil por parte de la hembra. Ella le implora al macho utilizando los mismos gestos que un polluelo emplearía. Se ha supuesto que ello

ejerce una automática atracción en el macho, de la misma manera que un hombre encuentra el balbuceo o el hacer pucheros atractivos en una mujer adulta. El pájaro hembra, en este período necesita todo el alimento que pueda conseguir porque está construyendo sus reservas para el esfuerzo de fabricar sus enormes huevos. La alimentación que el macho aporta en esta etapa de galanteo representa, probablemente, su inversión directa en los huevos mismos. Tiene, por lo tanto, el efecto de reducir la disparidad entre los dos progenitores en cuanto a su inversión inicial en los hijos.

Diversos insectos y arañas también presentan dicho fenómeno de alimentación a la hembra durante el período de galanteo. Una interpretación alternativa ha sido, en ocasiones, demasiado obvia. Desde el momento en que, como en el caso de la mantis religiosa, el macho pueda encontrarse en peligro de ser devorado por la hembra, más grande en tamaño, todo lo que él pueda hacer para reducir su apetito puede obrar en ventaja suya. Existe un sentido macabro en el que el desafortunado macho de la mantis religiosa puede decirse que invierte en sus hijos. Es utilizado como alimento para ayudar a fabricar los huevos que luego serán fertilizados, póstumamente, por sus propios y almacenados espermatozoides.

Una hembra que juegue la estrategia de la felicidad doméstica, que simplemente examine a los machos y trate de *reconocer* en ellos las cualidades de fidelidad por adelantado, se arriesga a sufrir una decepción. Cualquier macho que finja ser un buen ejemplar doméstico y leal, pero que en realidad esté ocultando una fuerte tendencia hacia la deserción y la infidelidad, podría tener una gran ventaja. Mientras sus ex esposas abandonadas tengan alguna posibilidad de criar algunos de sus hijos, el galanteador se encuentra en situación de transmitir más de sus genes que un macho rival que sea un marido honesto y un buen padre. Los genes para un engaño eficaz por parte de los machos tenderá a ser favorecido en el acervo génico.

De manera inversa, la selección natural tenderá a favorecer a aquellas hembras que sean expertas en detectar tales engaños.

Una manera para lograr este propósito es mostrarse especialmente esquiva al ser cortejada por un nuevo macho, pero en los sucesivos períodos de procreación mostrarse cada vez más dispuesta a aceptar rápidamente los requerimientos del compañero del año anterior. Dicha medida penalizará automáticamente a los machos jóvenes que pasan por su primer período de procreación, sean burladores o no. La carnada de ingenuas hembras en su primer año tenderá a contener una proporción relativamente alta de genes de padres infieles, pero los padres fieles poseen la ventaja en el segundo año y en los subsiguientes en la vida de una madre, ya que no deberán pasar por el mismo prolongado ritual de galanteo consumidor de tiempo y derrochador de energía. Si en una población la mayoría de individuos son hijos de madres experimentadas en vez de hijos de madres ingenuas —suposición razonable en cualquier especie de vida prolongada—, los genes para machos honestos y buena paternidad prevalecerán en el acervo génico.

Con el fin de simplificar las cosas he hablado como si un macho fuese exclusivamente honesto o totalmente engañoso. Es más probable que todos los machos, en realidad todos los individuos, sean un poquito engañosos en el sentido en que están programados para sacar ventajas de todas las oportunidades de explotar a sus

compañeros. La selección natural, agudizando la habilidad de cada uno de los miembros de la pareja para detectar la deshonestidad en el otro, ha mantenido el engaño en gran escala a un nivel bastante bajo. Los machos pueden ganar más siendo deshonestos que las hembras, y debemos suponer que, aun en aquellas especies en que los machos muestran un considerable altruismo paternal, normalmente tenderán a trabajar un poco menos que las hembras y estar siempre un poco más listos a marcharse. Tanto en las aves como en los mamíferos, con certeza éste es normalmente el caso.

Sin embargo, existen especies en las cuales el macho trabaja, en realidad, más que la hembra en el cuidado de los hijos. Entre las aves y los mamíferos tales casos son excepcionalmente raros, pero es muy común entre los peces. ¿Cuál es la causa de ello?[48] Éste es un desafío a la teoría del gen egoísta que me ha intrigado durante mucho tiempo. Una solución ingeniosa me fue recientemente sugerida en una clase dada por el profesor asignado, la señorita T. R. Carlisle. Ella utiliza la idea de «la cruel atadura» a la que nos referimos anteriormente, de la siguiente manera.

Muchos peces no copulan: en vez de ello, arrojan sus células sexuales al agua. La fertilización tiene lugar en el agua, no dentro del cuerpo de uno de los padres. Es así, probablemente, como se inició la reproducción sexual. Los animales terrestres como las aves, los mamíferos y los reptiles, por otra parte, no pueden tener este tipo de fertilización externa, debido a que sus células sexuales son demasiado vulnerables y tienden a desecarse. Los gametos de un sexo —el macho, ya que los espermatozoides son móviles— son introducidos en el húmedo interior de un miembro del otro sexo: la hembra. Esto es un hecho. Ahora presentaremos la idea. Después de la copulación, la hembra que habita en la tierra queda en posesión física del embrión. Se encuentra dentro de su cuerpo. Aun cuando ponga el huevo fertilizado casi de inmediato, el macho aún tiene tiempo de desaparecer, obligando a la hembra a lo que Trivers califica de «cruel atadura». El macho se encuentra, inevitablemente, provisto de una oportunidad para tomar la primera decisión de abandonar, cerrando así la opción de la hembra, y obligándola a decidir si dejar a sus hijos abandonados a una muerte segura o si permanecer con ellos y criarlos. Por lo tanto, entre los animales terrestres el cuidado maternal es más común que el cuidado paterno.

Pero para los peces y otros animales acuáticos las cosas son muy diferentes. Si el macho no introduce físicamente sus espermatozoides en el cuerpo de la hembra, no es indispensable que la hembra quede «cuidando la criatura». Cualquiera de los dos miembros de la pareja podría alejarse rápidamente y dejar al otro en posesión de los huevos recientemente fertilizados. Pero existe aún una posible razón de por qué a menudo será el macho el que resulte más vulnerable a ser abandonado. Parece probable que se desarrollará una batalla evolutiva sobre quién expulsa primero de su cuerpo las

---

[48] La hipótesis de Tamsin Carlisle, cuando aún era estudiante, sobre los peces ha sido contrastada comparativamente por Mark Ridley, en el curso de una revisión exhaustiva de los cuidados paternos en todo el reino animal. Su artículo constituye un sorprendente *tour de forcé* que, como la propia hipótesis de Carlisle, comenzó también como un trabajo de estudiante escrito para mí. Desgraciadamente, no encontró apoyo para su hipótesis.

células sexuales. El que así lo haga tiene la ventaja de que él, o ella, puede dejar al otro en posesión de los nuevos embriones. Por otra parte, el que deposita sus huevos primero corre el riesgo de que su compañero en perspectiva pueda posteriormente fallar en hacer lo mismo. Ahora bien, el macho es más susceptible en este caso, aunque sólo sea por el hecho de que los espermatozoides son más ligeros y más propensos a esparcirse que los huevos. Si una hembra pone sus huevos con demasiada antelación, es decir, antes de que el macho esté dispuesto, no importará en gran medida, ya que los huevos, al ser relativamente bastante grandes y pesados, tienen tendencia a permanecer juntos, durante algún tiempo, como una nidada consistente. Por lo tanto, un pez hembra puede darse el lujo de «arriesgarse» a poner sus huevos en un período temprano. El macho no se atreve a correr tal riesgo, ya que si expulsa sus espermatozoides demasiado pronto éstos se habrán diseminado antes de que la hembra esté preparada, y entonces ella no pondrá sus huevos porque no valdrá la pena que así lo haga. Debido al problema de difusión, el macho debe esperar hasta que la hembra ponga sus huevos primero, y luego debe él esparcir sus espermatozoides sobre los huevos. Pero ella habrá dispuesto de unos preciosos segundos para desaparecer, dejando al macho en posesión de los embriones y obligándolo así a aceptar la alternativa del dilema de Trivers. De manera que esta teoría explica claramente por qué el cuidado paterno es común en el medio acuático pero raro en el terrestre.

Dejando a un lado los peces, regresaré a la otra estrategia femenina importante, la estrategia del macho viril. En las especies en que se adopta esta política las hembras, en efecto, se resignan a no obtener ayuda del padre de sus hijos y buscan, en cambio, con todas sus energías los genes buenos. Una vez más utilizan el arma de rehusar el acoplamiento. Rehúsan formar pareja con cualquier macho y tienen el más extremo cuidado y ejercen gran discriminación antes de permitir a un macho copular con ellas. Algunos machos contienen, sin duda, un mayor número de buenos genes que otros, genes que beneficiarán las posibilidades de supervivencia tanto de las hijas como de los hijos. Si una hembra puede detectar, de alguna forma, los genes buenos en los machos, empleando para ello los signos externos o visibles, puede beneficiar a sus propios genes aliándolos con buenos genes paternos. Para utilizar nuestra analogía de la tripulación de remeros, una hembra puede reducir a un mínimo las oportunidades de que sus genes vayan a la zaga por estar en mala compañía. Ella puede tratar de seleccionar cuidadosamente a buenos compañeros de tripulación para sus propios genes.

Lo más probable es que la mayoría de las hembras estarán de acuerdo sobre cuáles son los mejores machos, ya que todas poseen la misma información por la cual guiarse. Por lo tanto, estos pocos machos afortunados participarán en la mayoría de las copulaciones. Están totalmente capacitados para ello, ya que lo único que deben dar a cada hembra es algunos baratos espermatozoides. Esto es lo que, presumiblemente, ha sucedido en los elefantes marinos y en las aves del paraíso. Las hembras permiten sólo a unos cuantos machos acceder a la estrategia ideal de la explotación egoísta a la que aspiran todos los machos, pero se aseguran de que sólo a los mejores machos se les permita tal lujo.

Desde el punto de vista de la hembra que trata de escoger buenos genes para aliarlos a los suyos, ¿qué es lo que busca? Una de las cosas que desea es una prueba de habilidad

de supervivencia. Obviamente, cualquier compañero potencial que la corteje ha probado su habilidad para sobrevivir al menos hasta alcanzar la edad adulta, pero no ha probado, necesariamente, que pueda sobrevivir mucho tiempo más. Una buena política a seguir por una hembra podría ser buscar machos viejos. Cualesquiera que sean sus defectos, por lo menos han probado que pueden sobrevivir, y si se une a uno de ellos, probablemente esté aliando a sus genes con genes para la longevidad. Sin embargo, de nada sirve asegurarse de que sus hijos tendrán vidas longevas si éstos no le dan a ella muchos nietos. La longevidad no es una prueba presunta de virilidad. En realidad, un macho de larga vida puede haber sobrevivido precisamente *porque* no asume riesgos con el fin de reproducirse. Una hembra que selecciona a un macho viejo no va a tener por ello, necesariamente, más descendientes que una hembra rival que escoja a uno joven que aporte alguna otra prueba de poseer buenos genes.

¿Cuál puede ser esta otra evidencia? Existen muchas posibilidades. Quizás el poseer músculos fuertes sea una prueba de capacidad para atrapar alimento, quizá las patas largas sean una evidencia de poder escapar de los predadores. Una hembra puede beneficiar a sus genes aliándolos con machos que poseen dichos rasgos, ya que pueden ser cualidades útiles tanto en sus hijos como en sus hijas. En principio, entonces, debemos imaginar que las hembras escogen a los machos sobre la base de etiquetas o indicadores perfectamente genuinos que tiendan a ser pruebas de que allí se encuentran buenos genes. Pero he aquí que se presenta un punto interesante percibido por Darwin y enunciado claramente por Fisher. En una sociedad en que los machos compiten unos con otros para ser escogidos como machos viriles por las hembras, una de las mejores cosas que puede hacer una madre para sus genes es fabricar un hijo que se convierta, cuando le llegue la oportunidad, en un ser atractivo y viril. Si ella puede conseguir que su hijo sea uno de los afortunados machos que obtenga la mayoría de las copulaciones en la sociedad cuando crezca, ella tendrá una enorme cantidad de nietos. El resultado es que una de las cualidades más deseables que un macho pueda tener ante los ojos de una hembra es, simplemente, atractivo sexual. Una hembra que escoja como compañero a un macho viril superatractivo tiene mayores posibilidades de tener hijos que resulten atractivos a las hembras en la próxima generación, y de darle muchos nietos. Luego, se puede deducir que las hembras seleccionaban originalmente a los machos sobre la base de cualidades obviamente útiles, como son los músculos bien desarrollados, pero una vez que tales cualidades llegaron a ser ampliamente aceptadas como atractivas entre las hembras de una determinada especie, la selección natural continuaría favoreciendo tal rasgo simplemente por resultar atractivo. Extravagancias tales como las colas de las aves del paraíso machos pueden, entonces, haber evolucionado por un tipo de proceso inestable e incontrolable.[49] En los primeros tiempos, una cola levemente más larga que lo usual

---

[49] La teoría de la fuga de la selección sexual de R.A. Fisher ha sido formulada matemáticamente por R. Lande y otros investigadores. Se ha convertido en una cuestión difícil, pero puede explicarse en términos no matemáticos siempre que se le dedique el espacio suficiente. Sin embargo, necesita todo un capítulo, cosa que hice en *The blind watchmaker* (capítulo VIII), por lo que no diré nada al respecto aquí.

En su lugar, expondré un problema de la selección sexual nunca suficientemente abordado en ninguno de mis libros. El problema es: ¿cómo se mantiene la variación necesaria? La selección darwiniana sólo puede funcionar si hay un buen aporte de variación genética base. Si se intenta reproducir, por ejemplo, conejos de orejas cada vez más largas, al principio se conseguirá. El conejo promedio de una población salvaje estará dotado de orejas de tamaño intermedio (de acuerdo con los estándares de los conejos; según los nuestros tendrán, obviamente, orejas muy largas). Algunos conejos tendrán orejas más cortas de lo normal, y otros más largas. Reproduciendo sólo los que tienen orejas muy largas, se conseguirá un aumento del promedio en las generaciones posteriores. Durante un tiempo. Pero la reproducción continúa sólo a partir de los conejos de orejas largas, llegará un momento en que no se produzca la necesaria variación. En ese instante, tendrán las orejas «más largas» y la evolución se detendrá. En la evolución normal, una cosa así no es problemática, porque la mayoría de los entornos no registran una presión permanente en una misma dirección. La «mejor» longitud de cualquiera de las partes de un animal no será, habitualmente, sino «un poco más larga de lo normal, sea éste cual fuere». Lo más probable es que la longitud máxima constituya una cantidad fija, por ejemplo, tres pulgadas. Pero en realidad, la selección sexual puede tener la embarazosa propiedad de perseguir un «óptimo» cada vez mayor. En realidad, el antojo de la hembra podría desear orejas cada vez más largas en los machos, sea cual sea la longitud de las orejas en la población actual. De este modo, la variación podría agotarse seriamente. Y sin embargo, parece haber funcionado la selección sexual; pueden observarse ornamentos masculinos absurdamente exagerados. Estamos aquí ante una paradoja, que podemos llamar la paradoja de la variación en vías de extinción. La solución de Lande a la paradoja es la mutación. Lande opina que siempre habrá mutación suficiente como para alimentar una selección sostenida. La razón por la que antes se llegó a dudar de ello fue que pensaban en términos de un gen a la vez: los índices de mutación en cualquier locus genético son demasiado bajos para resolver la paradoja de la variación en vías de extinción. Lande nos recordó que las «colas» y otras cosas elaboradas por la selección sexual están influidas por un número indefinidamente grande de genes diferentes —«poligenes»— cuyos pequeños efectos son adicionales. Además, como la evolución prosigue, habrá un grupo de poligenes en cambio que será relevante: se reclutarán nuevos genes dentro del grupo que influye en la variación del «tamaño de la cola», perdiéndose los antiguos. La mutación puede afectar a cualquiera de este grupo de genes grande y cambiante, con lo que se extingue la paradoja de la variación en vías de extinción.

La respuesta de W. D. Hamilton a la paradoja es diferente. Hamilton responde del mismo modo como hoy responde a la mayoría de las cuestiones: «parásitos». Pensemos de nuevo en las orejas de los conejos. La mejor longitud de las orejas de los conejos depende, es de presumir, de diversos factores acústicos. No hay una razón particular para esperar que dichos factores cambien de forma consistente y sostenida con el paso de las generaciones. La mejor longitud de las orejas de los conejos puede no ser absolutamente constante y, sin embargo, es improbable que la selección la lleve en una dirección particular que se salga de la gama de variación fácilmente producida por el acervo génico presente. Por tanto, no hay paradoja de variación en vías de extinción.

Pero pensemos ahora en el tipo de entorno de fluctuación violenta que producen los parásitos. En un mundo lleno de parásitos, hay una fuerte selección en favor de la capacidad de resistir a ellos. La selección natural favorecerá a aquellos conejos individuales menos vulnerables a los parásitos de su alrededor. Lo decisivo es que no serán siempre los

mismos parásitos. Las plagas van y vienen. Hoy puede ser una mixomatosis, al año siguiente el equivalente de la muerte negra en los conejos, al año siguiente el SIDA leporino, etc. O bien el propio virus de la mixomatosis puede evolucionar, resistiendo a todas las contraadaptaciones que puedan generar los conejos. Hamilton describe ciclos de contraadaptación y contra-contraadaptación en interminable sucesión, que siempre ponen perversamente al día la definición de «mejor» conejo.

El resultado es que las adaptaciones de resistencia a la enfermedad tienen algo de notablemente distinto en comparación con las adaptaciones al entorno físico. Mientras que puede haber una longitud «mejor» bastante fija para las patas de un conejo, no hay «mejor» conejo fijo por lo que respecta a la resistencia a la enfermedad. Igual que en la actualidad cambian la mayoría de las enfermedades peligrosas, también cambia el actual «mejor» conejo. ¿Son los parásitos las únicas fuerzas selectivas que operan de este modo? ¿Qué pasa con los depredadores y su presa, por ejemplo? Hamilton está de acuerdo en que son básicamente como los parásitos. Pero no evolucionan con tanta rapidez como muchos parásitos. Y los parásitos tienen más probabilidades que los depredadores o las presas de desarrollar contraadaptaciones detalladas de gen a gen.

Hamilton toma los desafíos cíclicos planteados por los parásitos y los convierte en la base de una teoría definitivamente superior, su teoría de por qué existe el sexo, sin más. Pero aquí nos interesa su empleo de los parásitos para resolver la paradoja de la variación de la selección sexual en vías de extinción. Hamilton opina que la resistencia hereditaria a la enfermedad entre los machos es el criterio más importante por el que las hembras los eligen. La enfermedad constituye un azote tan poderoso que las hembras se beneficiarán considerablemente de la capacidad que puedan tener de diagnosticarla en sus potenciales compañeros. Una hembra que se comporte como un buen médico en su diagnóstico y elija sólo como compañero al macho más sano, tenderá a obtener genes sanos para sus hijos. Ahora bien, como la definición de «mejor conejo» cambia constantemente, las hembras siempre tendrán algo importante que elegir cuando eligen a los machos. Siempre habrá unos machos «buenos» y otros «malos». No todos se volverán «buenos» después de varias generaciones de selección, porque por entonces los parásitos habrán cambiado y también habrá cambiado la definición de «buen» conejo. Los genes para hacer frente a un virus del mixoma no serán buenos para resistir a la siguiente plaga de virus de mixoma, que muta en escena. Y así sucesivamente, mediante indefinidos ciclos de pestilencia evolutiva. Los parásitos no ceden nunca, con lo que las hembras no pueden abandonar en su implacable búsqueda de compañeros sanos.

¿Cómo responderán los machos al examen de las hembras en calidad de médicas? ¿Se verán favorecidos los genes para falsear la buena salud? Quizás, sí al principio; pero la selección hará que las hembras agudicen su talento para el diagnóstico y discriminen a los impostores de los realmente sanos. Al final, opina Hamilton, las hembras se volverán tan buenas doctoras que los machos se verán obligados, si se dan publicidad, a dársela honestamente. Si se exagera cualquier anuncio sexual en un macho, será porque es un verdadero indicador de salud. Los machos evolucionarán de forma que las hembras comprueben con facilidad que están sanos, si en realidad lo están. Los machos verdaderamente sanos se complacerán en publicarlo. Los que no lo estén, obviamente, no, ¿y qué harán entonces? Si no *intentan* al menos mostrar un certificado de salud, las hembras sacarán las peores conclusiones. Hay que decir de paso que todas estas referencias a los médicos serían erróneas si quisiera sugerir que las hembras están interesadas en curar a los machos. Su único interés está en el diagnóstico, y no es un

interés altruista. Y estoy suponiendo que ya no es necesario pedir disculpas por metáforas como «sinceridad» y «sacar conclusiones». Volvamos a la idea de anunciarse: es como si los machos se viesen forzados por las hembras a producir termómetros clínicos orales en permanente exhibición para que ellas puedan leerlos. ¿Qué podrían ser estos termómetros? Bien, pensemos en la cola espectacularmente larga del ave del paraíso. Ya hemos visto la elegante explicación que hace Fisher de este maravilloso adorno. La explicación de Hamilton es más terrenal. Un síntoma muy común de enfermedad en un pájaro es la diarrea. Si tiene una larga cola, es probable que la diarrea la ensucie. Si quiere ocultar que padece diarrea, la mejor forma de hacerlo sería evitar una cola larga. Por la misma razón, si quiere anunciar que *no* padece diarrea, la mejor forma de hacerlo es tener una cola muy larga. Así, el hecho de que la cola esté limpia será muy esclarecedor. Si no hay una cola larga, las hembras no podrán ver si está limpia o no, y sacarán la peor de las conclusiones. Hamilton no suscribiría esta explicación *particular de* las colas de las aves del paraíso, pero constituye un buen ejemplo del *tipo* de explicación que él favorece. Yo utilicé el símil de las hembras que actúan como médicos que diagnostican y de los machos que facilitan su tarea exhibiendo «termómetros» por doquier. Pensando en otros dispositivos diagnósticos del médico, el esfignomanómetro y el estetoscopio, efectué un par de especulaciones sobre la selección sexual humana. Voy a presentarlas brevemente, aunque admito encontrarlas menos plausibles que agradables. En primer lugar, una teoría sobre por qué los humanos han perdido el hueso del pene. Un pene humano erecto puede volverse tan duro y rígido que alguien puede mostrar jocosamente su escepticismo de que no tenga un hueso en su interior. De hecho, muchos mamíferos tienen un hueso rigidificante, el *baculum* u *os penis,* para facilitar la erección. Más aun, es un rasgo común en nuestros familiares los primates; incluso nuestro cercano primo el chimpancé lo tiene, aunque es cierto que se trata de un hueso minúsculo que puede estar en vías de extinción evolutiva. En los primates parece haberse registrado una tendencia reducir el os penis; nuestra especie lo ha perdido por completo, igual que un par de especies de monos. De este modo, nos hemos librado de un hueso que en nuestros antepasados facilitaba la erección de un pene rígido. En su lugar, confiamos enteramente en un sistema de bombeo hidráulico, que no puedo dejar de considerar como una forma de hacer las cosas costosa e indirecta. Y, obviamente, puede fracasar la erección, desgraciadamente, al menos, para el éxito genético de un macho en un entorno salvaje. ¿Cuál es el remedio obvio? Un hueso en el pene, por supuesto. Entonces ¿por qué no hemos desarrollado uno? De entrada, los biólogos de la brigada de las «constricciones genéticas» no pueden sustraerse al «¡Oh, simplemente no se dio la variación genética necesaria!» Hasta fecha reciente nuestros antepasados tenían este hueso y hoy nos las hemos apañado para perderlo. ¿Por qué?

En los humanos, la erección se consigue puramente mediante la presión arterial. Desgraciadamente no es plausible sugerir que la dureza de la erección es el equivalente del esfignomanómetro utilizado por las hembras para medir la salud de los machos. Pero no estamos atados a la metáfora del esfignomanómetro. Si, por *cualquier* razón, el fracaso en la erección es un primer aviso importante de cierto tipo de mala salud, física o mental, puede funcionar una versión de la teoría. Todo lo que necesitan las hembras es un instrumento de diagnóstico fiable. Los médicos no utilizan un examen de la erección en los chequeos clínicos de rutina; prefieren pedirte que saques la lengua. Pero se sabe que el fracaso en la erección es un signo precoz de diabetes y de determinadas enfermedades neurológicas. Mucho más común es que sea resultado de factores psicológicos: depresión, ansiedad, estrés, sobrecarga de trabajo, pérdida de confianza, etc. (en la naturaleza,

pueden imaginarse machos en baja posición en el «orden de picoteo» [jerárquico] afectados de este modo. Algunos monos utilizan el pene erecto como señal de amenaza). No es poco plausible que, al refinar la selección natural sus instrumentos diagnósticos, las hembras puedan derivar todo tipo de pistas acerca de la salud de los machos, y de la robustez de su capacidad de hacer frente al estrés, del tono y aspecto de su pene. ¡Pero un hueso se interpondría! Cualquiera puede desarrollar un hueso en el pene; no tienes que estar especialmente sano o fuerte. Por tanto, la presión selectiva de las hembras forzó a los machos a perder el *os penis,* para que así sólo los machos verdaderamente sanos o fuertes pudiesen presentar una erección realmente rígida, y las hembras formular un diagnóstico claro.

Hay aquí una posible zona de discusión. ¿Cómo —podría decirse— se supone que las hembras que impusieron la selección sabían que la rigidez que sentían se debía a un hueso o a la presión hidráulica? Después de todo, partimos de la observación de que una erección humana puede dar la sensación de un hueso. Pero dudo que las hembras se confundiesen con tanta facilidad. También ellas estaban sujetas a selección, en su caso no para perder el hueso, sino para aumentar de discernimiento. Y no olvidemos que la mujer está expuesta al mismo pene cuando no está erecto, y el contraste resulta extremadamente sorprendente. Los huesos no pueden deshincharse (aunque se admite que pueden retraerse). Quizás sea la impresionante doble vida del pene la que garantiza la autenticidad del anuncio hidráulico.

Vayamos ahora al «estetoscopio». Pensemos en otro significativo problema de cama, el ronquido. En la actualidad puede considerarse sólo como una inconveniencia social. Pero hace mucho tiempo pudo ser sido una cuestión de vida o muerte. En la profundidad de la noche, el ronquido puede ser extraordinariamente intenso. Puede servir de llamada a los depredadores más distantes al que ronca y al grupo en que se encuentra. Entonces ¿por qué ronca tanta gente? Imaginemos a un grupo durmiente de nuestros antepasados en alguna cueva del Pleistoceno, en el que cada uno de los varones ronca con diferente entonación, y a las mujeres despiertas sin otro menester que escuchar (supongo que es cierto que los varones roncan más). ¿Están proporcionando los varones a las mujeres una información estetoscópica deliberadamente pública y amplificada? ¿Podría la calidad y timbre preciso del ronquido ser un indicio diagnóstico del estado de salud del tracto respiratorio? No quiero decir con esto que las personas sólo roncan cuando están enfermas. Más bien, el ronquido es como una frecuencia de radio, que zumba de todos modos; es una señal clara que está *modulada,* de forma diagnósticamente sensible, por el estado de la nariz y la garganta. La idea de que las mujeres prefieran la clara nota de trompeta de los bronquios no obstruidos a los ronquidos producidos por los virus resulta atractiva, aunque confieso que me resulta difícil imaginar a las mujeres prefiriendo de cualquier modo a un varón que ronca. Sin embargo, la intuición personal es notablemente poco fiable. Al menos quizás esto sirva de proyecto de investigación a una doctora insomne. Si llega a considerar esta posibilidad, puede estar en buena posición de contrastar también la otra teoría. No hay que tomarse muy en serio estas especulaciones. Habrán cumplido su función si sirven para ilustrar el principio de la teoría de Hamilton sobre cómo las hembras intentan elegir machos sanos. Quizás lo más interesante es que ponen de relieve el vínculo entre la teoría parasitaria de Hamilton y la teoría del «handicap» (desventaja) de Amotz Zahavi. Si se sigue la lógica de mi hipótesis relativa al pene, los machos están en desventaja por la pérdida del hueso, y la desventaja no es sólo superficial. El anuncio hidráulico adquiere su efectividad precisamente *porque a* veces fracasa la erección. Los lectores darwinianos habrán captado, con seguridad, lo que implica dicha desventaja, despertándose graves

puede que fuera seleccionada por las hembras como una cualidad deseable en un macho, quizá porque revelaba una constitución adecuada y saludable. Una cola corta en un macho tal vez fuese indicativa de alguna deficiencia vitamínica: prueba de una escasa capacidad para procurarse alimento. O tal vez los machos de cola corta no eran muy buenos para escapar a los predadores, y por eso perderían parte de su cola entre los dientes del perseguidor. Adviértase que no tenemos por qué asumir que la cola corta fue genéticamente heredada, sino tan sólo que servía como indicador de alguna inferioridad genética. De todas formas, y cualquiera que sea la causa, supongamos que las hembras de las antiguas especies de aves del paraíso buscaban, de manera preferente, a machos que tuviesen colas más largas de lo normal. Siempre que se hubiese dado *alguna* contribución genética en la variación natural de la longitud de las colas en los machos, al transcurrir el tiempo ello pudo provocar que la longitud normal de las colas de los machos aumentase. Las hembras siguieron una simple regla: examinar a todos los machos y escoger aquel que tuviese la cola más larga. Cualquier hembra que se apartase de esta regla sería penalizada, aun si las colas ya habían llegado a ser tan largas que, en realidad, estorbaban a los machos que las poseían. La causa de esto fue que cualquier hembra que no producía hijos de cola larga tenía escasas posibilidades de que sus hijos fuesen considerados atractivos. Al igual que la moda en los trajes de una mujer, o en el diseño de los automóviles norteamericanos, la tendencia a las colas largas cobró auge y adquirió su propio impulso. Se detuvo, solamente, cuando las colas se tornaron tan grotescamente largas que sus desventajas manifiestas empezaron a superar las ventajas del atractivo sexual.

Esta idea es difícil de creer y ha atraído a los escépticos desde el momento mismo en que Darwin la propuso bajo el nombre de selección sexual. Una persona que no cree en ella es A. Zahavi, cuya teoría del «Zorro, zorro» analizamos hace poco. El expone su propia y enloquecedora teoría opuesta del «principio de desventaja» como una explicación rival.[50] Señala que el hecho mismo de que las hembras traten de seleccionar

---

sospechas en ellos. Les pido que suspendan su juicio hasta que hayan leído la siguiente nota, acerca de una nueva forma de considerar el principio mismo de la desventaja.

[50] En la primera edición escribí: «no creo en esta teoría, aunque no confío tanto en mi escepticismo como cuando la conocí por vez primera». Me alegro de haber añadido ese «aunque», porque la teoría de Zahavi parece hoy mucho más plausible que cuando escribí ese pasaje. Varios reputados teóricos han empezado a considerarla seriamente. Lo que más me preocupa es que entre ellos figura mi colega Alan Grafen, quien, como se ha indicado anteriormente, «tiene el enojoso hábito de tener siempre razón». Grafen ha vertido las ideas verbales de Zahavi en un modelo matemático y afirma que funciona. Y eso no es una transmutación fantasiosa y esotérica de *Zahavi,* como la que otros han elaborado, sino una traducción matemática directa de la propia idea de Zahavi. Voy a analizar la versión original de EEE de este modelo que hace Grafen, aunque él está hoy trabajando en una versión genética detallada que, en muchos sentidos, superará el modelo de EEE. Esto no significa que el modelo de EEE sea erróneo. Constituye una buena aproximación. De hecho, todos los modelos de EEE, incluso los ofrecidos en este libro, son aproximaciones en el mismo sentido.

El principio de la incapacidad es potencialmente relevante para todas las situaciones en las que unos individuos intentan juzgar la calidad de otros individuos, pero hablaremos de machos que se anuncian a las hembras. Y ello por motivos de claridad; es uno de esos casos en los que resulta realmente útil el sexismo de los pronombres. Grafen indica que el principio de la desventaja tiene al menos cuatro posibles enfoques. Pueden denominarse Desventaja Cualificadora (cualquier macho que ha sobrevivido a pesar de su desventaja debe ser muy bueno en otros aspectos, y por eso lo escogen las hembras); la Desventaja Reveladora (los machos realizan una tarea difícil para expresar sus capacidades ocultas de otro modo); la Desventaja Condicional (sólo los machos de alta calidad desarrollan la desventaja); y finalmente la interpretación preferida por Grafen, que denomina Desventaja de Elección Estratégica (los machos disponen de información privada acerca de su calidad, una información denegada a las hembras, y la utilizan para «decidir» si desarrollar o no una desventaja y la amplitud que debe tener). La interpretación de la Desventaja de Elección Estratégica de Grafen se presta a un análisis de EEE. No existe una suposición previa en el sentido de que los anuncios que realiza el macho sean costosos o desventajosos. Por el contrario, éstos son libres de producir cualquier tipo de anuncio, sincero o reservado, caro o barato. Pero Grafen muestra que, partiendo de esta libertad, un sistema de desventaja tendría probabilidades de volverse estable desde el punto de vista evolutivo. Las suposiciones iniciales de Grafen son estas cuatro:

1. La verdadera calidad de los machos varía. La calidad no es una idea vagamente snob como el insensato orgullo en la antigua universidad o gremio propios (una vez recibí una carta de un lector que terminaba: «Espero que no la considere una carta arrogante, pero después de todo soy un hombre de Balliol»). Para Grafen, calidad significa que hay machos buenos y malos en el sentido de que las hembras se beneficiarían genéticamente si se apareasen con buenos machos y evitasen a los malos. Significa fuerza muscular, velocidad de carrera, capacidad de encontrar presas, capacidad de construir buenos nidos. No estamos hablando del éxito reproductor final del macho, pues éste se verá influido por la elección de las hembras. Hablar de esta cuestión en este momento sería pedir el principio; es algo que puede desprenderse o no del modelo.

2. Las hembras no pueden percibir directamente la calidad del macho sino que deben fiarse de sus anuncios. Por ahora no haremos suposición alguna sobre si los anuncios son o no sinceros. La sinceridad es algo más, que puede desprenderse o no del modelo; una vez más, para eso está el modelo. Un macho puede desarrollar hombros redondeados para producir, por ejemplo, una ilusión de tamaño y fuerza. Es tarea del modelo decirnos si semejante señal falsa será evolutivamente estable, o si la selección natural forzará normas de anuncio decentes, sinceras y veraces.

3. Al contrario que las hembras que los contemplan, en cierto sentido los machos «conocen» su propia calidad; y adoptan una «estrategia» para anunciarse, una regla para anunciarse condicionalmente a la vista de su calidad. Como es habitual, al decir «conocen» no quiero decir que lo saben cognitivamente. Pero se supone que los machos tienen genes condicionalmente conectados con la propia calidad del macho (y no es un supuesto irrazonable el acceso privilegiado a esta información; después de todo, los genes de un macho están inmersos en su bioquímica interior y en superior posición que los genes de la hembra para responder a su calidad). Machos diferentes adoptan reglas diferentes. Por ejemplo, un macho puede seguir la regla «Muestra una cola cuyo tamaño es proporcional a mi verdadera calidad»; otro puede seguir la regla opuesta. Esto da a la selección natural la oportunidad de ajustar las reglas seleccionando entre los varones genéticamente

programados para adoptar otras distintas. El nivel de anuncio no tiene que ser directamente proporcional a la verdadera calidad; de hecho, un macho podría adoptar una regla inversa. Todo lo que se exige es que los machos estén programados para adoptar *un* tipo de regla destinada a que «se fijen» en su verdadera calidad y, sobre esta base, elegir un nivel de anuncio; por ejemplo, tamaño de la cola, o de la cornamenta. De nuevo es el modelo el que aspira a determinar cuál de las reglas posibles terminará siendo evolutivamente estable.

4. Las hembras tienen libertad paralela para desarrollar sus propias reglas. En su caso, las reglas son relativas a la elección de machos en razón de la fuerza de su anuncio (recuérdese que las hembras, o más bien sus genes, carecen de la privilegiada observación que los machos tienen de la propia calidad). Por ejemplo, una hembra puede adoptar la regla siguiente: «Cree totalmente a los machos». Otra hembra puede adoptar la regla: «Ignora totalmente el anuncio de los machos». Y otra, la regla: «Supon lo contrario de lo que dice el anuncio».

Así pues, tenemos la idea de que los machos tienen varias reglas para relacionar la calidad con el nivel de anuncio: y las hembras tienen varias reglas para relacionar la elección de pareja con el nivel de anuncio. En ambos casos, las reglas varían continuamente y están bajo influencia genética. De acuerdo con lo hasta ahora observado, los machos pueden elegir cualquier regla de relación de la calidad con el anuncio, y las hembras pueden elegir cualquier regla de relación del anuncio del macho con su elección final. De este espectro de posibles reglas de machos y hembras, lo que buscamos es un par de reglas evolutivamente estables. Esto se parece un poco al «modelo fiel/tenorio» y «tímido/lanzado», por cuanto estamos buscando una regla del macho evolutivamente estable y una regla de la hembra evolutivamente estable, en la que estabilidad significa estabilidad mutua, siendo estable cada regla en presencia de sí misma y de la recíproca. Si podemos encontrar este par de reglas evolutivamente estables podremos examinarlas para ver cómo sería la vida en una sociedad compuesta de machos y hembras que siguen estas reglas. En particular, ¿sería un mundo de desventaja Zahaviana? Grafen se propuso la tarea de hallar este par de reglas mutuamente estables. Si yo emprendiese dicha tarea, probablemente tendría que desarrollar una laboriosa simulación por ordenador. Introduciría en el ordenador una serie de machos, con diversas reglas de relación entre la calidad y el anuncio. Y también introduciría una serie de hembras, con diversas reglas de elección de los machos sobre la base de sus niveles de anuncio. Entonces dejaría moverse a machos y hembras dentro del ordenador, chocando entre sí, apareándose si se cumple el criterio de elección de la hembra, transmitiendo las reglas de machos y hembras a su progenie. Y por supuesto, los individuos sobrevivirían o dejarían de sobrevivir de resultas de su «calidad» hereditaria. Con el paso de las generaciones, la diversa fortuna de cada una de las reglas de los machos y de cada una de las reglas de las hembras se traducirían en cambios de frecuencia en la población. A intervalos miraría dentro del ordenador para ver si estaba reproduciéndose algún tipo de síntesis estable.

En principio, este método funcionaría, pero en la práctica plantea dificultades. Afortunadamente, los matemáticos pueden llegar a la misma conclusión a la que llegaría una simulación elaborando un par de ecuaciones y resolviéndolas. Esto es lo que hizo Grafen. No voy a reproducir su razonamiento matemático ni desarrollar sus suposiciones ulteriores, más detalladas. En su lugar voy a pasar directamente a la conclusión. De hecho. Grafen encontró un par de reglas estables desde el punto de vista evolutivo.

Pasamos así a la cuestión decisiva. ¿Constituye el EEE de Grafen el tipo de mundo que Zahavi reconocería como un mundo de dificultades y sinceridad? La respuesta es afirmativa.

Grafen halló que, efectivamente, puede haber un mundo evolutivamente estable que aune las siguientes propiedades zahavianas:

1. A pesar de tener una elección estratégica libre del nivel de anuncio, los machos optan por un nivel que exprese correctamente su verdadera calidad, aunque signifique revelar que su verdadera calidad es baja. En otras palabras, en la EEE, los machos son sinceros.

2. A pesar de realizar una elección estratégica libre al anuncio del macho, las hembras terminan por elegir la estrategia «Cree a los machos». En una EEE, las hembras son justificadamente «confiadas».

3. Anunciarse es caro. En otras palabras, si de algún modo pudiésemos ignorar los efectos de la calidad y el atractivo, a un macho le saldría más a cuenta no anunciarse (ahorrando con ello energía o revelándose menos a los depredadores). El anunciarse no sólo es caro; debido a su alto precio se elige un determinado sistema de anuncio. Un sistema de anuncio se elige, precisamente, porque en realidad tiene por efecto reducir el éxito del anunciante, manteniéndose igual todo lo demás.

4. Anunciarse resulta más caro a los machos peores. El mismo nivel de anuncio aumenta en mayor medida el riesgo de un macho frágil que el de un macho fuerte. Los machos de baja calidad corren un riesgo más grave por anunciarse que los machos de alta calidad.

Estas propiedades, y especialmente la tercera, son plenamente Zahavianas. La demostración de Grafen de que son estables bajo condiciones plausibles parece muy convincente. Pero también lo parece el razonamiento de los críticos de Zahavi que influyeron en la primera edición de este libro, y que llegaba a la conclusión de que las ideas de Zahavi no podían aplicarse a la evolución. No deberíamos darnos por satisfechos con las conclusiones de Grafen hasta que estemos seguros de entender dónde —si es que hay algún punto— se equivocaron esos críticos anteriores. ¿Qué supusieron para llegar a una conclusión diferente? Parte de la respuesta parece ser que no permitieron a sus hipotéticos animales elegir partiendo de una serie continua de estrategias. Esto significó en varias ocasiones que estaban interpretando las ideas verbales de Zahavi en uno de los tres primeros tipos de interpretación citados por Grafen: la Desventaja Cualificadora, la Desventaja Reveladora o la Desventaja Condicional. No consideraron la cuarta interpretación, la Desventaja de Elección Estratégica. El resultado fue que no consiguieron que funcionara el principio de la desventaja, o que lo consiguieron, pero sólo en condiciones especiales, matemáticamente abstractas, que no expresaban el tono paradógico zahaviano. Además, un rasgo esencial de la interpretación de la Elección Estratégica del principio de la desventaja es que en la EEE, los individuos de alta calidad y los individuos de baja calidad desempeñan todos los misma estrategia: «Anuncia sinceramente». Los primeros que formularon modelos suponían que los machos de alta calidad seguían estrategias distintas que los de baja calidad y, por tanto, diferentes conductas de anuncio. Por el contrario, Grafen supone que, en una EEE, las diferencias entre los señaladores de alta y baja calidad surgen porque todos están desempeñando la misma estrategia; sus diferencias en la conducta de anuncio se explican por el hecho de que sus diferencias de calidad están reflejándose fielmente en virtud de la regla de la señal. Hemos supuesto siempre que, de hecho, las señales pueden ser desventajas. Siempre hemos entendido que pueden surgir desventajas extremas, especialmente como consecuencia de la selección sexual, *a pesar del* hecho de que fueron desventajas. La parte de la teoría de Zahavi a la que objetamos era la idea de que las señales podían ser favorecidas por la selección precisamente *porque* eran

buenos genes entre los machos abre la puerta al engaño por parte de estos últimos. Los músculos fuertes pueden ser una auténtica buena cualidad para ser seleccionada por una hembra, pero entonces, ¿qué impide a un macho cultivar falsos músculos sin mayor sustancia que los hombros acolchados de los humanos? Si le cuesta menos a un macho cultivar músculos falsos que verdaderos, la selección natural debería favorecer a los genes para producir músculos falsos. No pasará mucho tiempo, sin embargo, antes de que la contraselección lleve a la evolución de hembras capaces de adivinar la verdad a través del engaño. La premisa básica de Zahavi es que la falsa propaganda sexual será, finalmente, descubierta por las hembras. Por lo tanto, llega a la conclusión de que los machos que verdaderamente tengan éxito serán aquellos que no se hagan publicidad basada en hechos falsos, aquellos que demuestren fehacientemente que no están engañando. Si se trata de los músculos fuertes, a los cuales nos estamos refiriendo, entonces los machos que solamente pretendan tener, visualmente, la apariencia de poseer músculos fuertes serán rápidamente detectados por las hembras. Pero un macho que demuestre, mediante el equivalente a levantar pesas o a realizar ostentosamente levantamientos con apoyo, que realmente posee músculos fuertes, logrará convencer a las hembras. En otras palabras, Zahavi cree que un macho viril sólo debe *tener la apariencia* de ser un macho con buenas cualidades: realmente *debe serlo,* de otra forma no será aceptado como tal por las hembras escépticas. Evolucionaban, por lo tanto, las cualidades aparentes que sólo un verdadero macho viril sea capaz de demostrar con hechos.

Hasta aquí todo está bien. Ahora presentaremos la parte de la teoría de Zahavi que realmente no se puede aceptar. Sugiere que las colas de las aves del paraíso y la de los pavos reales, los grandes cuernos de los ciervos y otros rasgos de selección sexual que siempre han resultado paradójicos porque parecen ser molestos a sus poseedores,

---

desventajas para los señaladores. Es esto lo que, al parecer, ha reivindicado Alan Grafen. Si Grafen tiene razón —y creo que la tiene— es un resultado de considerable importancia para el estudio de las señales animales. Puede exigir incluso un cambio radical en nuestra concepción de la evolución de la conducta, un cambio radical en nuestra concepción de muchas de las cosas analizadas en este libro. El anuncio sexual no es más que un tipo de anuncio. De ser cierta, la teoría de Zahavi-Grafen volverá del revés las ideas de los biólogos acerca de las relaciones entre los rivales del mismo sexo, entre padres e hijos y entre enemigos de diferentes especies. Considero bastante preocupante la perspectiva, porque significa que teorías de insensatez casi ilimitada no pueden ser ya descartadas por sentido común. Si observamos que un animal hace algo realmente absurdo, como hacer el pino en vez de huir de un león, puede que sea para exhibirse ante una hembra. Puede incluso estar exhibiéndose ante el león: «soy un animal de tan alta calidad que pierdes el tiempo si intentas cogerme». Pero, por insensato que yo lo considere, la selección natural puede tener otras ideas. Un animal dará vueltas de campana frente a un grupo de depredadores esclavizadores si los riesgos realzan más el anuncio de lo que ponen en peligro al anunciante. Es su misma peligrosidad lo que otorga al gesto su poder de exhibición. Por supuesto, la selección natural no favorecerá un peligro infinito. En el punto en que el exhibicionismo se vuelve lisa y llanamente insensato, será penalizado. Una exhibición arriesgada o costosa puede parecemos insensata. Pero en realidad no es asunto nuestro. Sólo la selección natural está legitimada para juzgarla.

evolucionan precisamente porque son desventajosos. Un ave macho de cola larga y molesta hace alarde frente a las hembras de que él es un macho viril tan fuerte que puede sobrevivir *a pesar* de su cola. Pensemos en una mujer que observa a dos hombres compitiendo en una carrera. Si ambos llegan a la meta al mismo tiempo, pero uno de ellos, deliberadamente, ha cargado con un saco de carbón sobre su espalda, la mujer naturalmente llegará a la conclusión de que el hombre que ha cargado con tal peso es, en realidad, el corredor más veloz.

Yo no creo en esta teoría, aun cuando no estoy tan seguro de mi escepticismo como la primera vez que la escuché. Señalé entonces que la conclusión lógica que de ella se derivaría sería la evolución de los machos con una sola pierna y un solo ojo. Zahavi, que proviene de Israel, replicó de inmediato: «Algunos de nuestros mejores generales tienen un solo ojo.» No obstante, el problema de que la teoría parece contener una contradicción básica, permanece. Si la desventaja es genuina —y es requisito de la esencia de la teoría que así debe serlo—, luego el defecto mismo castigará a los descendientes con la misma seguridad que atraerá a las hembras. Es, en este caso, importante que el defecto no sea transmitido a las hijas.

Si replanteamos la teoría de la desventaja o el defecto en términos de genes, tendremos algo similar a lo siguiente. Un gen que hace que un macho desarrolle un defecto, tal como una cola larga, llega a ser más numeroso en el acervo génico debido a que las hembras escogen a machos que tengan tal desventaja. Las hembras escogen a machos que tengan defectos, ya que los genes que hacen que las hembras actúen así llegan a ser frecuentes en el acervo génico. Ello se debe a que las hembras que gustan de los machos con defectos tenderán automáticamente a seleccionar a machos con buenos genes en otros aspectos, ya que aquellos machos han sobrevivido hasta la edad adulta a pesar de su desventaja. Estos «otros» genes buenos beneficiarán los cuerpos de los hijos, quienes sobrevivirán para propagar los genes para el defecto mismo y también los genes para escoger a los machos que lo posean. Siempre que los genes para el defecto mismo ejerzan su efecto sólo en los hijos, así como que los genes para una preferencia sexual para dicha desventaja afecten sólo a las hijas, la teoría podría resultar. Mientras sea formulada sólo en palabras, no podremos estar seguros de si será válida o no. Nos daremos mejor cuenta de cuan factible es dicha teoría cuando la replanteemos en términos de un modelo matemático. Hasta ahora los genetistas matemáticos que han intentado hacer un modelo del principio de la desventaja, han fracasado. Podría deberse a que no es un principio factible, o puede ser también porque no son lo bastante inteligentes. Uno de ellos es Maynard Smith, y mi presentimiento favorece a la primera posibilidad.

Si un macho puede demostrar su superioridad sobre otros de tal forma que no involucre ponerse a sí mismo deliberadamente en desventaja, nadie dudará que podría aumentar su éxito genético de tal manera. Así los elefantes marinos ganan y conservan sus harenes, no por ser estéticamente atractivos para las hembras sino por el simple recurso de derrotar a cualquier macho que intente introducirse en el harén. Los dueños de estos harenes tienden a ganar dichas batallas en contra de posibles usurpadores, aunque sea por la obvia razón de que ésa es la causa de que les pertenezca dicho harén. Los

usurpadores no ganan las batallas a menudo, porque si fuesen capaces de ganarlas lo habrían hecho con anterioridad. Cualquier hembra que se una al dueño de un harén está, por lo tanto, aliando a sus genes con un macho que es bastante fuerte para derrotar a los sucesivos desafíos del enorme excedente de desesperados machos que no tienen compañera. Si tienen suerte, sus hijos heredarán la habilidad de su padre para mantener un harén. En la práctica, una hembra de la especie de los elefantes marinos no tiene muchas opciones, pues el dueño del harén la derrota a *ella* si intenta desviarse del camino por el impuesto. Permanece el principio, sin embargo, de que las hembras que escogen unirse a machos que ganan las peleas pueden beneficiar a sus genes actuando así. Según hemos visto, existen ejemplos de hembras que prefieren unirse a machos que tienen territorios y a machos que ocupan una elevada posición en la jerarquía dominante.

Para resumir lo que hemos tratado hasta aquí en el presente capítulo, podemos establecer que los diferentes tipos de sistemas de procreación que encontramos entre los animales —monogamia, promiscuidad, harenes, etc.— pueden ser comprendidos en términos de conflicto de intereses entre los machos y las hembras. Los individuos de ambos sexos «desean» aumentar al máximo su producción reproductora total durante sus vidas. Debido a las diferencias fundamentales entre el tamaño y número de los espermatozoides y los óvulos, los machos, en general, tienden a ser propensos a la promiscuidad y a la carencia de solicitud paternal. Las hembras cuentan con dos posibilidades principales de contramaniobra, que yo he denominado estrategias del macho viril y de la felicidad doméstica. Las circunstancias ecológicas de una especie determinarán que las hembras se inclinen a adoptar una u otra de dichas contramaniobras, y también determinarán la forma en que responderán los machos. En la práctica, todos los tipos de situaciones intermedias entre las estrategias del macho viril y de la felicidad doméstica se dan en la naturaleza, y, según hemos visto, existen casos en que el padre dedica más atención y cuidados a los hijos que la madre. El presente libro no está interesado en los detalles de una especie animal determinada, de manera que no analizaré qué podría predisponer a una especie a adoptar una forma de sistema de procreación con preferencia a otra. En vez de ello, consideraré las diferencias que se observan comúnmente entre los machos y las hembras en general, y señalaré cómo éstas pueden ser interpretadas. Por lo tanto, no pondré especial énfasis en aquellas especies en que las diferencias entre los sexos es leve, siendo éstas, generalmente, aquellas cuyas hembras han favorecido la estrategia de la felicidad doméstica.

Primeramente, tienden a ser los machos quienes se interesan por el atractivo sexual y los colores llamativos, mientras que las hembras tienden a los colores más opacos. Individualmente ambos sexos intentan evitar ser comidos por los predadores, y existirá alguna presión evolutiva sobre ambos sexos para los colores opacos. Los colores brillantes atraen a los predadores en igual medida que atraen a las parejas sexuales. En términos genéticos significa que los genes para los colores brillantes tienen más posibilidades de terminar en los estómagos de los predadores que los genes para los colores opacos. Por otra parte, los genes para los colores opacos pueden tener menos posibilidades que aquellos para los colores vivos de encontrarse en la siguiente generación, ya que los individuos de colores parduscos tienen dificultades para atraer a

sus compañeros. Existen, por lo tanto, dos presiones selectivas en conflicto: los predadores tienden a eliminar a los genes para los colores vistosos del acervo génico, y los compañeros sexuales tienden a eliminar a los genes para los colores opacos. Al igual que en tantos otros casos, las eficientes máquinas de supervivencia pueden ser consideradas como un acuerdo entre presiones selectivas en conflicto. Lo que a nosotros nos interesa, por el momento, es que el acuerdo óptimo para un macho parece ser diferente del acuerdo óptimo para una hembra. Es, por supuesto, totalmente compatible con nuestra apreciación de los machos como jugadores de alto riesgo, grandes ganancias. Debido a que un macho produce muchos millones de espermatozoides por cada óvulo que produce una hembra, los espermatozoides superan en número, con enorme diferencia, a los óvulos en una población. Cualquier óvulo determinado tiene muchísimas más posibilidades de fusionarse sexualmente que cualquier espermatozoide determinado. Los óvulos constituyen un recurso relativamente valioso y, por lo tanto, una hembra no necesita ser sexualmente atractiva como necesita serlo un macho con el fin de asegurarse de que sus óvulos sean fecundados. Un macho es perfectamente capaz de engendrar todos los hijos nacidos en una gran población de hembras. Aun si el macho tiene una vida breve debido a que su cola llamativa atrae a los predadores, o se enreda en los arbustos, puede haber sido el padre de un considerable número de hijos antes de morir. Un macho carente de atractivos o de colores apagados puede vivir tanto como una hembra, pero tendrá pocos hijos y sus genes no se transmitirán. ¿De qué le servirá a un macho obtener todo lo de este mundo, si pierde sus genes inmortales?

Otra diferencia sexual bastante común es que las hembras son más exigentes que los machos en lo que se refiere a la elección de compañero. Una de las razones para esta exigencia por un individuo de cualquiera de los dos sexos es la necesidad de evitar unirse a un miembro de otra especie. Tales casos de hibridación son negativos por varias razones. Si un hombre copulara con una oveja, en dicha unión no se formaría un embrión, de manera que no es mucho lo que se pierde. Cuanto más estrechamente relacionadas se encuentren las especies, como en el caso del cruce de los caballos y los burros, el costo, por lo menos para la hembra, puede ser considerable. Puede formarse el embrión de una mula que luego obstruye su útero durante once meses. Emplea una gran cantidad de su inversión maternal, no sólo en la forma de alimento absorbido a través de la placenta y luego, más tarde, en forma de leche, sino sobre todo en el tiempo que podría haber sido invertido en criar a otros hijos. Luego, cuando la mula alcanza la edad adulta resulta que es estéril. Esto se debe presumiblemente a que, a pesar de que los cromosomas de los caballos y los de los burros son lo bastante similares como para cooperar en la construcción de un buen y fuerte cuerpo de mula, no son lo bastante similares como para operar juntos de forma adecuada en la meiosis. Cualquiera que sea la razón exacta, la inversión tan considerable efectuada por parte de la madre en la crianza de una mula resulta totalmente perdida desde el punto de vista de sus genes. Las burras deberían ser muy, muy cuidadosas en asegurarse de que el individuo con el cual copulan es otro burro y no un caballo. En términos genéticos, cualquier gen de burro que diga: «Cuerpo, si tú eres una hembra copula con cualquier macho viejo, ya sea un burro o un caballo», es un gen que puede encontrarse, como en un callejón sin salida, en el cuerpo de una mula, y la

inversión maternal en aquella pequeña mula reduce considerablemente su capacidad de criar burros fértiles. Un macho, por otra parte, tiene menos que perder si se une a un miembro de otra especie, y aun cuando nada gane, podemos esperar que los machos sean menos exigentes en su elección de pareja sexual. Siempre que se ha analizado este punto ha resultado cierto.

Aun dentro de una especie, puede haber razones para ser exigentes. El acoplamiento incestuoso, al igual que la hibridación, puede tener consecuencias genéticas dañinas, en este caso porque los genes recesivos letales y semiletales surgen a la superficie. Una vez más, las hembras tienen más que perder que los machos, ya que su inversión en cualquier criatura determinada tiende a ser mayor. En las especies en que existen los tabúes respecto al incesto, podemos esperar que las hembras se muestren más rígidas que los machos en su adhesión a tales prohibiciones. Considerando que es bastante posible que el iniciador activo de la relación incestuosa sea el de mayor edad, debemos esperar que las uniones incestuosas en las cuales el macho es mayor que la hembra sean más comunes que las uniones en que la hembra es mayor. Por ejemplo, el incesto padre/hija debería ser más común que el de madre/hijo. El incesto hermano/hermana ocuparía un lugar intermedio en cuanto a la edad respectiva.

En general, los machos tienden a ser más promiscuos que las hembras. Desde el momento en que las hembras producen un número limitado de óvulos a un ritmo relativamente lento, poco provecho sacará de un gran número de copulaciones con diferentes machos. Un macho, por otra parte, que puede producir millones de espermatozoides cada día, sacará buen provecho de cuantos apareamientos pueda conseguir. Un exceso de copulaciones puede no costarle, en realidad, mucho a una hembra, salvo la pequeña pérdida de tiempo y energía, pero tampoco le reporta un bien positivo. Un macho, por su parte, puede que nunca logre bastantes copulaciones con cuantas hembras diferentes sea posible: el término exceso no tiene significado para un macho.

No me he referido explícitamente al hombre, pero de manera inevitable cuando pensamos en los argumentos evolutivos como los que aparecen en el presente capítulo, no podemos menos de reflexionar sobre nuestra propia especie y sobre nuestra propia experiencia. Las nociones de las hembras que evitan la copulación hasta que el macho dé alguna prueba de fidelidad a largo plazo puede resultarnos familiar. Ello puede sugerir que las hembras humanas utilizan la estrategia de la felicidad doméstica más bien que la estrategia del hombre viril. La mayoría de las sociedades humanas son, en realidad, monógamas. En nuestra sociedad, la inversión de padres por parte de ambos progenitores es amplia y no se encuentra obviamente desequilibrada. Las madres, ciertamente, efectúan más trabajo directo en beneficio de los hijos del que efectúan los padres, pero estos últimos a menudo trabajan duramente en un sentido más indirecto con el fin de proporcionar los recursos materiales que son invertidos en los hijos. Por otra parte, algunas sociedades humanas son promiscuas y otras están basadas en el sistema de harenes. Lo que esta asombrosa variedad sugiere es que la forma de vida del hombre está determinada, en gran medida, por la cultura más bien que por los genes. Sin embargo, aún es posible que los machos humanos, en general, tengan tendencia a la promiscuidad y

las hembras a la monogamia, como pronosticaríamos hablando en términos evolutivos. Respecto a cuál de estas dos tendencias prevalece en sociedades determinadas, depende de las circunstancias culturales, de igual manera que en las diferentes especies animales depende de las circunstancias ecológicas.

Un rasgo de nuestra sociedad que parece decididamente anómalo es el relativo a la cuestión de la propaganda sexual. Como hemos visto, lo que se puede esperar con mayor seguridad por razones evolutivas, es que cuando los sexos difieren, sean los machos los llamativos y no las hembras. El hombre occidental moderno es, sin duda, excepcional en este aspecto. Es cierto, por supuesto, que algunos hombres se visten ostentosamente y ciertas mujeres lo hacen con colores apagados, pero normalmente no hay duda que en nuestra sociedad el equivalente de la cola del pavo real es exhibido por las mujeres, no por los hombres. Las mujeres se pintan el rostro y se pegan falsas pestañas. Aparte los actores y los homosexuales, los hombres no lo hacen. Las mujeres parecen estar interesadas en su propia apariencia personal y son estimuladas a ello por diarios y revistas. Las revistas masculinas se preocupan menos del atractivo sexual del varón, y un hombre que se interese demasiado por su vestimenta y apariencia puede despertar sospechas tanto en los hombres como en las mujeres. Cuando una mujer es descrita en el curso de una conversación, es muy probable que su atractivo sexual, o la carencia de él, se subraye de manera especial. Esto es así, tanto si el que tiene la palabra es un hombre como si es una mujer. Cuando se describe a un hombre, lo más probable es que los adjetivos empleados nada tengan que ver con el sexo.

Enfrentado a estos hechos, un biólogo se verá forzado a sospechar que está contemplando una sociedad en que las hembras compiten por los machos, en vez de presentarse la situación inversa. En el caso de las aves del paraíso, llegamos a la conclusión de que las hembras son de aspecto apagado porque no necesitan competir por los machos. Los machos son brillantes y ostentosos porque las hembras son muy solicitadas y pueden darse el lujo de ser exigentes. La razón por la cual las aves del paraíso hembras son solicitadas es que los huevos son un recurso más escaso que los espermatozoides. ¿Qué ha sucedido con el hombre moderno occidental? ¿Se ha convertido realmente el macho en el sexo buscado, el que está en demanda, el sexo que puede darse el lujo de ser exigente? Y si es así, ¿por qué?

X. TÚ RASCAS MI ESPALDA, YO CABALGO SOBRE LA TUYA

Hemos considerado las interacciones paternales o maternales, sexuales y agresivas entre máquinas de supervivencia pertenecientes a la misma especie. Existen aspectos sorprendentes de interacciones animales que no parecen estar obviamente incluidas bajo estos encabezamientos. Una de ellas es la propensión que tienen tantos animales a vivir en grupos. Las bandadas de pájaros, un enjambre de insectos, un cardumen de peces, un banco de ballenas, los mamíferos que habitan las praderas forman manadas o cazan como tales. Estos conjuntos consisten a menudo en miembros de una sola especie, pero hay excepciones. Es frecuente que las cebras formen manadas con los ñu, y en ocasiones pueden verse bandadas de pájaros de diversas especies.

Los beneficios que un individuo egoísta puede extraer de vivir en grupo constituye, en realidad, una lista heterogénea. No voy a sacar a relucir el catálogo, sino que mencionaré tan sólo unas pocas sugerencias. En el curso de dicha exposición retornaré a los restantes ejemplos sobre comportamiento aparentemente altruista que presenté en el capítulo primero, y que prometí explicar. Ello nos llevará a considerar a los insectos gregarios, sin los cuales ninguna descripción del altruismo animal estaría completa. Finalmente, en este capítulo algo misceláneo, mencionaré la importante noción de altruismo recíproco, el principio de «tú rascas mi espalda y yo rascaré la tuya».

Si los animales viven juntos en grupos, sus genes deben obtener de la asociación un beneficio mayor de lo que invierten en ella. Una manada de hienas puede atrapar presas mucho más grandes que la que puede abatir una hiena que actúe sola, de manera que compensa a cada individuo egoísta cazar en conjunto, aun cuando ello implique compartir el alimento. Probablemente por razones similares algunas arañas cooperan en construir una gran tela común. Los pingüinos Emperador conservan el calor agrupándose. Cada uno de ellos gana al presentar a los elementos una superficie de su cuerpo más reducida que si estuviese solo. Un pez que nada oblicuamente tras otro pez, puede obtener una ventaja hidrodinámica de la turbulencia producida por el pez que le precede. Ésta podría ser una de las razones por las cuales los peces forman cardúmenes. Un ardid afín relacionado con la turbulencia del aire es conocido por los ciclistas que compiten en carreras y puede ser la causa de la formación en V de las aves en vuelo. Tal vez se entable una competencia para evitar la posición desventajosa de ser cabeza de la bandada. Posiblemente los pájaros se turnen como líderes mal dispuestos a actuar como tales: una forma de altruismo recíproco retardado que analizaremos al término del presente capítulo.

Muchos de los beneficios atribuidos al hecho de vivir en grupo han sido relacionados con la posibilidad de evitar el riesgo de ser devorados por los predadores. Una buena formulación de tal teoría fue dada por W. D. Hamilton en una ponencia

titulada *Geometry for the selfish herd* (Geometría para la manada egoísta). Con el fin de evitar posibles confusiones, debo señalar que por «manada egoísta» quiso significar «manada de individuos egoístas».

Una vez más empezaremos con un «modelo» simple que, a pesar de ser abstracto, nos ayude a comprender el mundo real. Supongamos que una especie animal es perseguida por un predador que siempre tiende a atacar a la presa individual más próxima a él. Desde la perspectiva del predador es una estrategia razonable, ya que tiende a reducir el gasto de energía. Desde el punto de vista de la presa tiene una consecuencia interesante. Significa que cada individuo como presa tratará, constantemente, de evitar encontrarse en la posición más cercana al predador. Si la presa puede detectar al predador desde cierta distancia, simplemente se alejará. Pero si el predador puede surgir repentinamente sin previo aviso, digamos que merodea oculto entre las hierbas altas, aun así cada individuo en su calidad de presa puede tomar ciertas medidas para reducir a un mínimo el riesgo de ser el más cercano al predador. Podemos representarnos a cada individuo como presa, rodeado de un «terreno peligroso». Este terreno peligroso se define como el área en que cualquier punto del terreno está más cerca de ese individuo que de cualquier otro. Por ejemplo, si los individuos presa marchan separados en una formación geométrica regular, el terreno de peligro que rodea a cada uno de ellos (a menos que se encuentre en la periferia) puede ser de una forma más o menos hexagonal. Si sucede que el predador se encuentra merodeando en dicho terreno hexagonal de peligro que rodea al individuo *A,* es probable que este último sea devorado. Los individuos que se encuentran en los bordes de la manada son especialmente vulnerables, ya que su terreno de peligro no es un hexágono relativamente pequeño sino que, incluye una amplia área en el espacio abierto.

Ahora bien, evidentemente un individuo intentará mantener su terreno de peligro tan pequeño como sea posible. Especialmente tratará de evitar situarse en los bordes de la manada. Si se encuentra en dicha posición, tomará inmediatas medidas para avanzar hacia el centro. Desgraciadamente, alguien tiene que estar en la periferia, pero en lo que concierne a cada individuo intentará no ser él quien esté. Se provocará una migración incesante desde la periferia de una agrupación hacia el centro. Si la manada se encontraba al principio dispersa y con animales rezagados, pronto formará un grupo estrechamente unido como resultado de la migración hacia el centro. Aun si iniciamos nuestro modelo sin que exista, en absoluto, una tendencia hacia la agregación y los animales de presa empiezan por estar diseminados al azar, el instinto egoísta de cada individuo le inducirá a reducir su terreno de peligro e intentará situarse en un hueco que quede entre otros individuos. Ello llevará rápidamente a la formación de grupos que serán cada vez más densamente apretados.

En la vida real, obviamente, dicha tendencia a agruparse estrechamente se verá limitada por presiones opuestas: en otro caso todos los individuos se atropellarían hasta formar un montón de seres contorsionándose con el fin de liberarse. No obstante, el modelo es interesante pues nos demuestra que hasta los supuestos más simples pueden predecir la formación de grupos. También han sido propuestos otros modelos más elaborados. El hecho de que sean más realistas no resta al modelo más simple presentado

por Hamilton el valor de ayudarnos a pensar acerca del problema de las agrupaciones animales.

El modelo de la manada egoísta en sí mismo no deja lugar a las interacciones cooperativas. Aquí no hay altruismo, sólo existe la explotación egoísta por parte de cada individuo a costa de los demás. En la vida real se presentan casos en que los individuos parecen tomar medidas activas para proteger de los predadores a miembros de su grupo. Recordemos las llamadas de alarma de los pájaros. Estas llamadas funcionan verdaderamente como señales de alarma por cuanto tienen el efecto de provocar inmediatas acciones evasivas en los individuos que las escuchan. No existe indicación alguna de que el que emite la llamada esté «intentando alejar al predador de sus compañeros». Se limita simplemente a informarles de la existencia del predador, advirtiéndolos. Sin embargo, el acto de efectuar la llamada parece, a primera vista, un acto altruista, pues tiene el *efecto* de atraer la atención del predador hacia aquel que la emite. Podemos inferir de manera indirecta la anterior aseveración de un hecho que fue observado por P. R. Marler. Las características físicas de las llamadas parecen idealmente concebidas para que sean difíciles de localizar. Si se le pidiera a un ingeniero acústico que produjese un sonido que fuera difícil de ubicar por un predador, produciría algo muy similar a las verdaderas llamadas de alarma de tantos pequeños pájaros cantores. Ahora bien, en la naturaleza esta característica de las llamadas tuvo que ser producida por la selección natural, y ya sabemos lo que esto significa. Significa que un gran número de individuos murieron debido a que estas llamadas de alarma no eran bastante perfectas. Por lo tanto, parece existir cierto peligro relacionado con la emisión de llamadas de alarma. La teoría del gen egoísta tiene que presentar una ventaja convincente de dichas llamadas de alarma, una ventaja que sea bastante poderosa para contrarrestar este peligro.

En realidad, no es muy difícil. Las llamadas de alarma de las aves han sido señaladas tantas veces como «extrañas» para la teoría darwiniana que se ha convertido en una especie de desafío elucubrar explicaciones para ellas. Como resultado, contamos con tantas explicaciones buenas que es difícil recordar por qué se formó tanta alharaca en torno a ello. Obviamente, si existe la posibilidad de que la bandada incluya algunos parientes cercanos, un gen para dar la alarma puede prosperar en el acervo génico porque es muy posible que se encuentre en los cuerpos de algunos de los individuos salvados. Esto es así, aunque el que emite la llamada pague caro su altruismo al atraer la atención del predador hacia sí mismo.

Si a alguien no le satisface esta noción de selección de parentesco, existen muchas otras teorías entre las cuales se puede escoger la que parezca más adecuada. Son muchos los aspectos en que el emisor de la llamada podría obtener un beneficio egoísta del hecho de advertir a sus compañeros. Trivers desarrolla cinco buenas ideas, pero me parecen más convincentes las dos mías que expongo a continuación. He dado a la primera el nombre de teoría *cave,* derivado del latín que podría traducirse como «cuidado», término empleado aún por los escolares en Estados Unidos para advertir que una autoridad se acerca. Esta teoría es apropiada para las aves camufladas que se agachan y permanecen inmóviles entre la maleza cuando amenaza un peligro. Supongamos que una bandada de tales pájaros se encuentra alimentándose en un campo. Un halcón pasa volando a lo lejos.

Aún no ha visto a la bandada y no vuela directamente hacia ellos, pero existe el peligro de que su aguda mirada los distinga en cualquier momento y se lance al ataque. Supongamos, que un miembro de la bandada ve al halcón antes que los demás. Este individuo de penetrante vista podría paralizarse de inmediato y acurrucarse entre la hierba. Ello lo beneficiaría muy poco, ya que sus compañeros seguirían moviéndose a su alrededor conspicua y ruidosamente. Cualquiera de ellos podría atraer la atención del predador y toda la bandada se encontraría en peligro. Desde un punto de vista puramente egoísta, la mejor política a seguir por el individuo que detecta primero al halcón es silbar una rápida advertencia a sus compañeros para hacer que se callen y reducir las posibilidades de ser sorprendidos inadvertidamente.

La otra teoría que deseo mencionar podría llamarse teoría de «nunca romper filas». Ésta es apropiada para las especies de pájaros que huyen volando, quizás a lo alto de un árbol, cuando se acerca un predador. Una vez más, imaginemos que un individuo de una bandada de pájaros que se están alimentando ha detectado a un predador. ¿Qué debe hacer? Podría, simplemente, huir volando sin advertir a sus compañeros. Sería un pájaro limitado a sí mismo, ya no sería parte de una bandada relativamente anónima, sino un extraño fuera de ella. Es bien sabido que los halcones atacan a las palomas que se encuentran solas, pero aun si no fuera así existen muchas razones teóricas para considerar que romper filas podría ser una política suicida. Aunque luego le sigan sus compañeros, el individuo que primero levanta el vuelo aumenta, temporalmente su terreno de peligro. Tanto si la teoría de Hamilton es cierta como si es errónea, tiene que ofrecer alguna ventaja importante vivir en bandadas, de lo contrario las aves no lo harían. Cualquiera que pueda ser la ventaja, el individuo que emprende el vuelo separándose de los demás perderá, por lo menos en parte, tal ventaja. Si él no debe romper filas, entonces ¿qué le queda por hacer al pájaro observador? Quizá deba seguir como si nada hubiese pasado y confiar en la protección dada por los demás miembros de la bandada. Ello también acarrea graves riesgos. Todavía se encuentra al descubierto y es sumamente vulnerable. Se encontraría mucho más seguro en lo alto de un árbol. La mejor política, en realidad, es volar hasta la copa del árbol *pero asegurándose de que todos los demás también lo hagan.* Así no quedaría fuera del grupo y no perdería, como castigo, las ventajas de pertenecer a él; además, obtendría el beneficio de huir protegido. Una vez más queda demostrada la ventaja puramente egoísta de emitir la llamada de alarma. E. L. Charnov y J. R. Krebs han propuesto una teoría similar, en la cual llegan al extremo de emplear el término «manipulación» para describir lo que el pájaro que da la alarma hace al resto de su bandada. Nos hemos alejado mucho de la noción de altruismo puro y desinteresado.

Dichas teorías, superficialmente, pueden parecer incompatibles con la declaración de que el individuo que da la señal de alarma se pone a sí mismo en peligro. Realmente no existe tal incompatibilidad. Se pondría en un peligro mayor si no advirtiera a sus compañeros la existencia del predador. Algunos individuos han muerto debido a que dieron las llamadas de alarma, en especial aquellos cuyas señales son fáciles de localizar. Otros han muerto por no haberlas emitido. La teoría *cave* y la de «nunca romper filas» son sólo dos de las muchas maneras de explicar el por qué de tales hechos.

¿Qué hay respecto a la gacela que da grandes saltos para atraer al predador, hecho que mencioné en el capítulo primero, y cuyo altruismo aparentemente suicida llevó a Ardrey a declarar categóricamente que sólo podría ser explicado por la selección de grupo? Se le presenta aquí a la teoría del gen egoísta un desafío más riguroso. Las señales de alarma emitidas por los pájaros cumplen su cometido, pero están evidentemente proyectadas para ser tan poco aparentes y discretas como sea posible. No es éste el caso de los altos saltos de la gacela. Son ostentosos hasta el punto de constituir una franca provocación. Parece como si las gacelas estuviesen llamando deliberadamente la atención del predador, casi como si lo estuvieran desafiando. Esta observación ha dado origen a una deliciosa y atrevida teoría. Fue esbozada originalmente por N. Smythe, pero llevada hasta su lógica conclusión por la inconfundible firma de A. Zahavi.

La teoría de Zahavi puede ser planteada de la siguiente manera: el punto crítico de este pensamiento lateral es la idea de que los saltos, lejos de ser una señal para las otras gacelas, en realidad son una señal destinada a los predadores. Es notada por las demás gacelas y afecta su comportamiento, pero ello es una consecuencia incidental, ya que ha sido seleccionada, fundamentalmente, para el predador. Traducida rudimentariamente al español significa: «Mira cuan alto puedo saltar; soy obviamente una gacela tan capaz y saludable que no me podrás atrapar, sería mucho más prudente por tu parte que intentaras dar caza a mi vecina, que no salta tan alto como yo.» En términos menos antropomórficos, los genes para saltar alto y ostentosamente tienen pocas posibilidades de ser comidos por los predadores, pues éstos tienden a seleccionar aquellas presas que son fáciles de alcanzar. En especial, muchos mamíferos predadores son conocidos por dar caza a los viejos y a los enfermos. Un individuo que salta alto está anunciando, de una manera exagerada, el hecho que ni es viejo ni tiene mala salud. Según esta teoría, dicha exhibición dista de ser altruista. Si algo es, es egoísta, puesto que su objetivo es persuadir al predador para que dé caza a otro. En cierto sentido, se plantea una competencia para ver quién puede saltar más alto, ya que el perdedor sería el perseguido.

El otro ejemplo al cual indiqué que volvería a referirme, es el de las abejas kamikaze, que clavan su aguijón a los que roban la miel pero, al hacerlo, incurren en un suicidio casi seguro. La abeja de la miel es sólo un ejemplo de insecto altamente gregario. Otros de este tipo son las avispas, las hormigas, las termitas u «hormigas blancas». Deseo analizar a los insectos gregarios en general, no sólo a las abejas suicidas. Las hazañas de los insectos gregarios son legendarias, en especial sus proezas asombrosas de cooperación y aparente altruismo. Las misiones suicidas de clavar el aguijón simbolizan sus prodigios de abnegación. En las hormigas «olla de miel» existe una casta de obreras con abdómenes grotescamente hinchados, repletos de alimentos, cuya única función en la vida es colgar inmóviles del techo como bombillas hinchadas, utilizadas como almacenamiento de víveres para las otras obreras. En el sentido humano, no viven en absoluto como individuos; su individualidad se encuentra sometida, aparentemente, al bienestar de la comunidad. Una sociedad de hormigas, abejas o termitas alcanza una especie de individualidad sólo a un alto nivel. El alimento es compartido hasta el extremo de que se podría hablar de un estómago común. La información se transmite con tanta eficiencia, mediante señales químicas y por la famosa «danza» de las abejas, que la

comunidad se comporta casi como si fuese una unidad con un sistema nervioso y órganos sensoriales propios. Los intrusos que vienen de fuera son reconocidos y rechazados con algo de la selectividad propia de un sistema de reacción de inmunidad de un cuerpo. La temperatura, más bien alta dentro de una colmena, está regulada de forma casi tan precisa como la de un cuerpo humano, aun cuando una abeja como individuo no es un animal «de sangre caliente». Por último, y lo que es más importante, la analogía se extiende a la reproducción. La mayoría de los individuos, en una colonia de insectos gregarios, son obreras estériles. La «línea germinal o embrionaria» —la línea de la continuidad de los genes inmortales— fluye a través de los cuerpos de una minoría de individuos, los reproductores. Son análogos a nuestras propias células reproductoras de nuestros testículos u ovarios. Las obreras estériles son la analogía de nuestro hígado, músculos y células nerviosas.

El comportamiento de las kamikaze y otras formas de altruismo y cooperación por parte de las obreras no es sorprendente una vez que aceptamos el hecho de que son estériles. El cuerpo de un animal normal es manipulado para asegurar la supervivencia de los genes, ya sea mediante la procreación de descendientes o el cuidado de otros individuos que contienen los mismos genes. El suicidio en bien del cuidado de otros individuos es incompatible con la futura procreación de descendientes propios. El suicidio como autosacrificio, por lo tanto, rara vez evoluciona. Pero una abeja obrera nunca tiene hijos propios. Todos sus esfuerzos están destinados a preservar sus genes mediante el cuidado de sus parientes, exceptuando a sus hijos. La muerte de una abeja obrera estéril no tiene mayor importancia para sus genes que la caída de una hoja en otoño para los genes de un árbol.

Existe la tentación de tornarnos místicos sobre los insectos gregarios, pero en realidad no hay necesidad de ello. Vale la pena observar, con cierto detalle, cómo lo interpreta la teoría del gen egoísta y, en especial, cómo explica el origen evolutivo del extraordinario fenómeno de la esterilidad de las obreras, de la cual parecen derivarse tantos hechos.

Una colonia de insectos gregarios es una enorme familia, y, generalmente, todos descienden de la misma madre. Las obreras, que rara vez o nunca se reproducen, son divididas, a menudo, en cierto número de castas distintas, incluyendo a las pequeñas obreras, grandes obreras, soldados y castas altamente especializadas, como las «ollas de miel». Las hembras reproductoras son denominadas reinas. Los machos reproductores son llamados, en ocasiones, zánganos o reyes. En las sociedades más avanzadas, los reproductores no trabajan nunca en algo que no sea la procreación, pero en esta tarea son extremadamente eficientes. Confían en las obreras para sus alimentos y protección, y las obreras son también responsables de cuidar a la progenie. En algunas especies de hormigas y termitas, la reina se hincha hasta convertirse en una gigantesca fábrica de huevos, de aspecto apenas reconocible como el de un insecto, hasta alcanzar un volumen cientos de veces mayor que el de una obrera y ser totalmente incapaz de efectuar movimiento alguno. Es constantemente atendida por las obreras, que la cuidan, alimentan y transportan su incesante fluir de huevos hasta las guarderías comunales. Si tan

monstruosa reina debiera abandonar alguna vez la célula real, lo haría, con gran ceremonia, sobre las espaldas de escuadrones de obreras trabajadoras.

En el capítulo VII planteé la distinción existente entre parir y cuidar. Dije que las estrategias mixtas que abarcan ambos aspectos tenderían, normalmente, a evolucionar. En el capítulo V vimos que las estrategias mixtas evolutivamente estables podían ser de dos tipos generales. Cada uno de los individuos de una población podría portarse de una forma mixta: así, los individuos alcanzan, normalmente, una mezcla juiciosa de gestación y de cuidado; o bien la población puede estar dividida en dos tipos diferentes de individuos: así fue como planteamos, en primer lugar, el equilibrio entre los halcones y las palomas. Ahora bien, es teóricamente posible que un equilibrio evolutivamente estable entre la gestación y el cuidado se logre de la segunda forma, es decir que la población podría estar dividida en individuos dedicados a la gestación y otros dedicados al cuidado de las criaturas. Dicha estrategia puede ser evolutivamente estable solamente en el caso de que los cuidadores sean parientes cercanos de aquellos individuos a quienes dedican sus atenciones, por lo menos tan cercanos como podrían serlo de sus propios descendientes si los tuvieran. Aun cuando es teóricamente posible que la evolución actúe en este sentido, parece que ello sólo ha tenido lugar en los insectos gregarios.[51]

---

[51] Eso es lo que creímos todos. No habíamos contado con los ratones moteados sin pelo. Estas ratas son una especie de pequeños roedores, carentes de pelo y casi ciegos, que viven en grandes colonias subterráneas en las zonas secas de Kenia, Somalia y Etiopía. Parecen ser verdaderamente los «insectos sociales» del mundo mamífero. Los pioneros estudios de Jennifer Jarvis en la Universidad de Stellenbosch, cerca de Ciudad del Cabo, sobre colonias cautivas, se han visto hoy ampliados por las observaciones de campo de Robert Brett en Kenia; en Norteamérica, Richard Alexander y Paul Sherman están realizando también estudios con colonias en cautividad. Estos cuatro investigadores han prometido publicar una obra conjunta, que espero ansiosamente. Mientras llega, voy a basar mi explicación en algunos artículos y conferencias de investigación de Paul Sherman y Robert Brett. También tuve el privilegio de conocer la colonia de ratones moteados sin pelo gracias a la gentileza del Conservador de Mamíferos, Brian Bertram. Los ratones moteados sin pelo viven en amplias redes de corredores subterráneos. Las colonias tipo cuentan entre 70 y 80 miembros, pero pueden llegar a centenares. La red de túneles ocupados por una colonia puede tener tres o cuatro kilómetros de longitud total, y una colonia puede excavar al año entre tres y cuatro toneladas de tierra. La realización de túneles es también una actividad comunitaria. Un trabajador de primera línea excava la tierra con los dientes, pasándola hacia atrás mediante una verdadera cinta transportadora viviente, una línea bulliciosa y agitada de media docena de animales rosa. De vez en cuando, el trabajador de primera línea es sustituido por uno de los que le siguen.

En la colonia sólo procrea una hembra, en un período de siete años. Jarvis, en mi opinión legítimamente, adopta la terminología de los insectos sociales y la denomina reina. La reina se aparea sólo con dos o tres machos. Todos los demás miembros de ambos sexos no son reproductores, igual que los insectos obreros. Y, al igual que en muchas especies de insectos sociales, si se elimina a la reina, algunas hembras anteriormente estériles empiezan a ejercer la actividad reproductora y luchan entre sí por ocupar la posición de reina.

Los individuos estériles se denominan «obreros», y también esto resulta justificado. Los obreros son de ambos sexos, como entre las termitas (pero no entre las hormigas, avispas y abejas, donde sólo son hembras). La actividad de estos ratones moteados sin pelo depende de su tamaño. Los ratones pequeños, a los que Jarvis llama «obreros frecuentes», cavan y transportan la tierra, dan de comer a los más pequeños y, por lo que parece, exoneran de todo trabajo a la reina, para que pueda aplicarse sólo a la gestación. La reina tiene carnadas mayores de lo que es habitual en los roedores de su tamaño, lo que de nuevo recuerda a las reinas de los insectos sociales. Al parecer, los ratones mayores no hacen otra cosa que dormir y comer, mientras que los de tamaño intermedio se comportan de una forma intermedia: hay un continuo, como en las abejas, en vez de castas discretas, como sucede en muchas hormigas.

Originalmente Jarvis denominó no obreros a los ejemplares no reproductores de mayor tamaño. Pero ¿podían estar, realmente, sin hacer nada? Se ha sugerido, tanto a partir de observaciones de laboratorio como de campo, que son soldados, que defienden a la colonia si se ve amenazada; sus principales depredadores son las serpientes. También es posible que actúen como «tinajas de alimento», al igual que las «hormigas olla de miel». Los ratones moteados sin pelo son homocoprófagos, lo que es una forma elegante de decir que se comen sus respectivas heces (no exclusivamente: ello ensuciaría las leyes del universo). Quizás, los ejemplares mayores desempeñan un valioso papel almacenando sus heces en el cuerpo cuando el alimento es abundante, a fin de actuar de depósito de emergencia cuando escasea el alimento; una especie de comisariado del estreñimiento.

En mi opinión, el rasgo más asombroso de los ratones moteados sin pelo es que, aunque en muchos aspectos son como los insectos sociales, parecen no tener una casta equivalente a los jóvenes reproductores alados de hormigas y termitas. Tienen, por supuesto, individuos reproductores, pero éstos no comienzan su carrera viajando y dispersando sus genes a nuevos territorios. Por lo que se sabe, las colonias de ratones moteados sin pelo sólo crecen por las márgenes ampliando el sistema de canales subterráneos. Al parecer no tienen miembros dispersores a larga distancia, el equivalente de los reproductores alados. Esto es tan sorprendente para mi intuición darwiniana que no puedo resistir la tentación de especular. Me da la impresión de que un día descubriremos una etapa de dispersión que hasta ahora, por alguna razón desconocida, hemos pasado por alto. Sería de desear que los ejemplares de dispersión tuviesen, literalmente, alas. Pero podrían estar dotados de muchos otros modos para la vida en la superficie de la tierra en lugar de subterránea. Por ejemplo, podrían ser peludos en vez de de carecer de pelo. Los ratones moteados sin pelo no regulan su temperatura corporal como los mamíferos; se parecen más a los reptiles, «de sangre fría». Quizás controlen socialmente la temperatura: otro parecido con las termitas y abejas. ¿O sacan partido de la conocida temperatura constante de cualquier buena bodega? En cualquier caso, mis hipotéticos ejemplares dispersores pueden ser, al contrario que los obreros subterráneos, lo que se entiende por animales «de sangre caliente». ¿Es posible que algún roedor peludo conocido, clasificado hoy como una especie totalmente diferenciada, resulte ser la casta perdida del ratón moteado sin pelo?

Después de todo, hay precedentes al respecto. Por ejemplo, las langostas. Las langostas son saltamontes modificados y, normalmente, llevan la vida solitaria, críptica y retirada de los saltamontes. Pero en ciertas condiciones especiales cambian extremada y terriblemente. Pierden su camuflaje y desarrollan expresivas franjas de color. Podría considerarse un aviso. Si lo es, no es un aviso ocioso, pues también cambia su conducta.

Los individuos de los insectos gregarios están divididos en dos clases principales, la de los dedicados a engendrar y la de los dedicados a cuidar a los nuevos seres. Los procreadores son los machos y hembras reproductores. Los cuidadores son los obreros u obreras: machos y hembras estériles en las termitas, hembras estériles en los demás insectos gregarios. Ambos tipos efectúan su trabajo de manera más eficiente debido a que no tienen que preocuparse del otro problema. Pero, ¿desde el punto de vista de quién es eficiente? La pregunta que se espetará a la teoría darwiniana será el conocido reproche: «¿Qué ganan con ello las obreras?»

Algunas personas han respondido: «Nada». Piensan que la reina está obteniendo todo a su manera, manipulando a las obreras por medios químicos para satisfacer sus propios fines egoístas, haciéndolas cuidar a su prolífica nidada. Tal es la versión de la teoría de la «manipulación materna» de Alexander, que ya analizamos en el capítulo VIII. La idea opuesta es que las obreras «cultivan» a los reproductores, manipulándolos para

---

Abandonan su conducta solitaria y se agrupan, con amenazadores resultados. Desde las legendarias plagas bíblicas hasta la actualidad, ningún animal ha sido tan temido como destructor de la prosperidad humana. Pululan por millones, como una segadora enorme que arrasa a lo largo de una columna de decenas de kilómetros de ancho, viajando a veces cientos de kilómetros al día, y engullendo 2,000 toneladas de cultivos diarios, dejando tras sí una oleada de hambre y ruina. Y ahora volvemos a la posible analogía con los ratones moteados. La diferencia entre un individuo solitario y su encarnación gregaria es tan grande como la diferencia entre dos castas de hormigas. Además, igual que postulábamos una «casta perdida» de ratones moteados, hasta 1921 los saltamontes Jekyll y sus langostas Hyde se clasificaban como especies diferentes.

Pero no parece muy probable que los expertos en mamíferos se hayan estado equivocando hasta el día de hoy. Debo decir, de paso, que a veces se observan en superficie ratones moteados sin pelo, que viajan más lejos de lo que se suele creer. Pero antes de abandonar por completo la especulación de la «reproducción transformada», la analogía de la langosta sugiere otra posibilidad. Quizás los ratones moteados sin pelo tengan una reproducción transformada, pero sólo en determinadas condiciones; condiciones que no se han dado en las últimas décadas. En África y Oriente Medio las plagas de langosta constituyen aún una amenaza, como en la época bíblica. Pero en Norteamérica, las cosas son diferentes. Algunas especies de saltamontes tienen el potencial de convertirse en langostas gregarias. Pero, debido, al parecer, a que no se han dado las condiciones adecuadas, en este siglo no se han producido plagas de langosta en Norteamérica (aunque aun se dan regularmente plagas de cigarras, un tipo de insectos totalmente diferentes que se confunden con las «langostas» en el habla coloquial). No obstante, si hoy se produjese en Norteamérica una verdadera plaga de langosta, no sería especialmente sorprendente: el volcán no se ha extinguido; simplemente está durmiendo. Pero si no tuviésemos registros históricos escritos e información de otras partes del mundo *sería* una desagradable sorpresa porque estos animales se verían como saltamontes comunes, solitarios e inocuos. ¿Qué pasaría si se estimula a los ratones moteados sin pelo a producir, como los saltamontes norteamericanos, una casta diferente y dispersa, pero sólo en condiciones que, por alguna razón, no se han dado en este siglo? El África oriental del siglo xix pudo haber conocido devastadoras plagas de ratones moteados peludos en migración de superficie como los conejos de Noruega, sin que tengamos registro alguno al efecto. ¿O quizás *está* registrado en las leyendas y sagas de las tribus locales?

incrementar su productividad a base de propagar réplicas de los genes de los obreros. Seguramente, las máquinas de supervivencia que la reina fabrica no son descendientes de los obreros; pero, no obstante, son parientes próximos. Fue Hamilton quien, de manera admirable, se dio cuenta de que, al menos en las hormigas, abejas y avispas, las obreras pueden estar más estrechamente relacionadas con las crías de lo que la reina misma lo está. Esto lo condujo, y más tarde también a Trivers y a Hare, a uno de los triunfos más espectaculares de la teoría del gen egoísta. El razonamiento está planteado más o menos así:

Los insectos conocidos como himenópteros, incluyendo a las hormigas, abejas y avispas, poseen un sistema bastante extraño de determinación sexual. Las termitas no pertenecen a este grupo y no comparten dicha peculiaridad. El nido típico de un himenóptero tiene sólo una reina madura. Ésta efectúa un vuelo de apareamiento en su juventud y guarda los espermatozoides para el resto de su larga vida: diez años o aún más. Raciona los espermatozoides para proporcionárselos a sus huevos a través de los años, permitiendo que sean fertilizados a medida que pasan por sus tubos. Pero no todos los huevos son fertilizados. Aquellos que no lo son se desarrollan para convertirse en machos. Un macho, por lo tanto, carece de padre, y todas las células de su cuerpo contienen sólo un juego de cromosomas (todos obtenidos de su madre) en lugar de un doble juego (uno de su padre y uno de su madre), como los tenemos nosotros. En términos de la analogía que presentamos en el capítulo III, diríamos que un himenóptero macho posee sólo una copia de cada «volumen» en cada una de sus células, en vez de las dos acostumbradas.

Un himenóptero hembra, por otra parte, es normal en cuanto tiene un padre y posee el habitual doble juego de cromosomas en cada una de las células de su cuerpo. El hecho de que una hembra se convierta en una obrera o en una reina no depende de sus genes sino de la forma en que sea criada. Es decir, cada hembra posee un juego completo de genes para hacer una reina, y otro juego completo para hacer una obrera (o, más bien, juegos de genes para hacer cada casta especializada de obreras, soldados, etc.). Respecto a cuál será el juego de genes «utilizado», depende de cómo sea criada la hembra, *en* especial en cuanto se refiere al alimento que reciba.

Aun cuando se presentan muchas complicaciones, esencialmente así son las cosas. No sabemos por qué este extraordinario sistema de reproducción sexual evolucionó. No hay duda que hubo buenas razones, pero por el momento debemos considerarlo como un hecho curioso en los himenópteros. Cualquiera que sea la razón original, dicha *rareza hace* estragos en las precisas reglas establecidas en el capítulo VI para calcular la relación o parentesco. Significa que los espermatozoides de un único macho, en vez de ser todos diferentes como lo son en nosotros, son todos exactamente iguales. Un macho tiene sólo un juego de genes en cada una de las células de su cuerpo, no un juego doble. Cada espermatozoide debe recibir, por consiguiente, el juego completo de genes en lugar de la muestra del 50% y, por lo tanto, todos los espermatozoides de un determinado macho son idénticos. Intentemos ahora calcular la relación entre una madre y su hijo. Si se sabe que el macho posee un gen *A,* ¿cuáles son las probabilidades de que su madre lo comparta? La respuesta debe ser el 100%, ya que el macho carece de padre y ha obtenido todos sus

genes de su madre. Pero supongamos ahora que se sabe que una reina posee el gen *B.* Las posibilidades de que su hijo comparta tal gen son sólo del 50%, ya que él contiene sólo la mitad de los genes de ella. Parece una contradicción, pero no lo es. Un macho obtiene *todos* sus genes de su madre, pero ésta le da sólo la mitad de sus genes a su hijo. La solución a esta aparente paradoja se halla en el hecho de que un macho tiene sólo la mitad del número usual de genes. No hay razón para cuestionarse si el índice «verdadero» de relación es ½ o 1. El índice es únicamente una medida creada por el hombre, y si en determinados casos nos lleva a tropezar con dificultades, podremos tener que abandonarlo y regresar a los principios básicos. Desde el punto de vista de un gen *A* en el cuerpo de una reina, la oportunidad que tiene de ser compartido por un hijo es de ½, al igual que por una hija. Desde el punto de vista de una reina, por consiguiente, sus descendientes, de cualquiera de ambos sexos, se encuentran tan estrechamente emparentados con ella como lo están los hijos humanos a sus madres.

Las cosas empiezan a resultar fascinantes cuando llegamos a las hermanas. Las hermanas no sólo comparten el mismo padre sino que, además, los dos espermatozoides que las concibieron eran idénticos en todos y cada uno de los genes. Las hermanas son, por lo tanto, equivalentes a gemelas idénticas en cuanto a los genes paternos se refiere. Si una hembra posee un gen *A,* tiene que haberlo obtenido ya sea de su padre o de su madre. Si lo obtuvo de su madre, entonces existe el 50% de probabilidades de que su hermana lo comparta. Pero si lo obtuvo de su padre, las posibilidades son el 100%. Por consiguiente, la relación entre hermanas himenópteras no es de ½, como sería en animales normales sexualmente, sino de ¾..

De ello se deduce que una hembra himenóptera se encuentra relacionada o emparentada más estrechamente con sus hermanas que lo está con sus descendientes de ambos sexos.[52] Según lo percibió Hamilton (aun cuando no lo expresó de igual manera),

---

[52] El memorable ingenio de la hipótesis de los «3/4 de relación» de Hamilton para el caso especial de la hembra ha resultado ser, paradójicamente, un elemento embarazoso para la reputación de su teoría más general y fundamental. La noción de 3/4 de relación haplodiploidea es lo suficientemente fácil como para que cualquiera la comprenda con poco esfuerzo, y también lo suficientemente difícil como para que uno se sienta satisfecho al comprenderla y ansioso al tenerla que explicar. Es un buen «meme». Cuando se oye hablar de Hamilton, no leyéndole, sino en una conversación de bar, lo más probable es que no se oiga hablar de otra sino de haplodiploidismo. En la actualidad, cualquier manual de biología, por brevemente que aborde la selección de parentesco, está casi forzosamente obligado a dedicar un párrafo a la «relación de 3/4». Un colega, hoy considerado como uno de los mayores expertos mundiales en la conducta social de los grandes mamíferos, me ha confesado que durante años pensó que la teoría de la selección de parentesco de Hamilton *era* la hipótesis de relación de 3/4 ¡y nada más! Es lo mismo que decir que si algunos hechos nuevos nos hacen dudar de la importancia de la hipótesis de relación de 3/4, la gente pensará que esto es la prueba en contra de toda la teoría de la selección de parentesco. Es como si un gran compositor escribiese una sinfonía larga y profundamente original en la que un pasaje particular, brevemente interpolado en la mitad, es tan inmediatamente pegajoso que cualquier carretero lo tararea por la calle. Si la gente llega a cansarse de esa estrofa, creerá que le desagrada la sinfonía completa.

Consideremos, por ejemplo, un artículo útil por otros motivos de Linda Gamlin sobre los ratones moteados sin pelo, aparecido en el *New Scientist.* Se malogra seriamente por la insinuación de que los ratones moteados sin pelo y las termitas son, en cierto modo, embarazosas para la hipótesis de Hamilton, simplemente ¡porque no son haplodiploideos! Resulta difícil creer que la autora haya podido ver el par de artículos clásicos de Hamilton, pues el haplodiploidismo ocupa cuatro de las cincuenta páginas. Quizás se haya basado en fuentes secundarias; espero que no en *El gen egoísta.* Otro ejemplo revelador se refiere a los áfidos soldados que describí en las notas al capítulo 6. Como explicaba allí, dado que los áfidos forman clones de gemelos idénticos, es mucho más de esperar entre ellos el auto-sacrificio altruista. Hamilton lo observó en 1964 y tuvo algunos problemas para explicar el difícil hecho de que —según se sabía entonces— los animales clonales no mostraban una especial tendencia a la conducta altruista. Cuando tuvo lugar el descubrimiento de áfidos soldados, difícilmente pudo haber sintonizado mejor con la teoría de Hamilton. Pero el artículo original que anunciaba el descubrimiento trata a los áfidos soldados como si constituyesen una dificultad para la teoría de Hamilton, por no ser los áfidos haplodiploideos. ¡Bonita ironía!

Cuando volvemos a las termitas —también frecuentemente consideradas como un obstáculo para la teoría de Hamilton— la ironía prosigue, pues el propio Hamilton, en 1972, fue responsable de sugerir una de las teorías más ingeniosas sobre la razón de su sociabilidad, que puede considerarse como una astuta analogía con la hipótesis del haplodiploidismo. Esta teoría, la de la reproducción cíclica, se atribuye comúnmente a S. Bartz, quien la desarrolló siete años después de que Hamilton la publicase originalmente. Característicamente, el propio Hamilton olvidó que había pensado primero en la «teoría de Bartz», y yo tuve que ponerle su propio artículo ante la nariz para que se lo creyera. Dejando a un lado las cuestiones de autoría, la propia teoría es tan interesante que lamento no haberla comentado en la primera edición. Voy a corregir ahora esa omisión.

He afirmado que la teoría constituye una inteligente analogía de la hipótesis del haplodiploidismo. Lo que quise decir es lo siguiente. La característica esencial de los animales haplodiploideos, desde el punto de vista de la evolución social, es que un individuo puede estar genéticamente más próximo a su hermano que a su descendiente. Esto le predispone a quedarse en el nido paterno y criar a los hermanos, en lugar de dejar el nido para engendrar y cuidar sus propias crías. Hamilton pergeñó una razón por la cual, también en las termitas, las crías que producen resultan genéticamente más uniformes. Los ratones blancos, en cualquier carnada de laboratorio, son casi equivalentes desde el punto de vista genético a los gemelos idénticos. Ello se debe a que han nacido de una larga línea de apareamientos entre hermanos y hermanas. Sus genes se vuelven considerablemente homocigóticos, por utilizar el término técnico: en casi cualquiera de sus loci genéticos ambos genes son idénticos, y también idénticos a los genes del mismo locus en todos los demás individuos del linaje. No solemos ver en la naturaleza largas líneas de apareamientos incestuosos, pero hay una significativa excepción: ¡las termitas!

Un nido de termitas típico nace de una pareja real, rey y reina, que se aparean exclusivamente entre sí hasta que uno de ellos muere. En ese momento, ocupa su lugar una de sus crías, que se aparea incestuosamente con el progenitor superviviente. Si mueren los dos miembros de la pareja real, son sustituidos por una pareja incestuosa de hermanos. Y así sucesivamente. Una colonia madura ha perdido, con toda probabilidad varios reyes y reinas, y la progenie producida después de varios años es muy probablemente fruto de la reproducción interior, como los ratones de laboratorio. La homocigosis promedio y el

coeficiente promedio de relación de un nido de termitas aumentan progresivamente con el paso de los años, y los reproductores reales son sucesivamente sustituidos por sus crías o hermanos. Pero éste es sólo el primer paso de la argumentación de Hamilton. Lo ingenioso viene a continuación.

El producto final de cualquier colonia de insectos sociales son nuevos reproductores alados que abandonan la colonia de los padres, se aparean y encuentran una nueva colonia. Cuando se aparean estos nuevos reyes y reinas, lo más probable es que los cruces *no* sean incestuosos. De hecho parece haber convenciones especiales de sincronización cuyo objeto es velar para que los diferentes nidos de termitas de una zona produzcan reproductores alados el mismo día, presumiblemente para fomentar la reproducción exterior. De este modo, consideremos las consecuencias genéticas del apareamiento entre un rey joven de una colonia A y una joven reina de una colonia B. Ambos tienen una alta dosis de reproducción interior. Ambos son el equivalente de los ratones de laboratorio, reproducidos por cruce interior. Pero como son fruto de diferentes programas *independientes* de reproducción incestuosa, serán genéticamente diferentes entre sí. Serán como ratones blancos criados por reproducción interior pertenecientes a distintas carnadas de laboratorio. Cuando se aparean entre sí, sus crías serán altamente *heíerocigóticas,* pero de manera *uniforme.* «Heterocigótico» significa que en muchos de los loci genéticos ambos genes son diferentes entre sí. Uniformemente heterocigótico significa que casi cada una de las crías será heterocigótica exactamente del mismo modo. Serán genéticamente casi idénticas a sus hermanos pero, al mismo tiempo, altamente heterocigóticas.

Demos ahora un salto en el tiempo. La nueva colonia y su pareja real fundadora han crecido. Se ha poblado con gran número de termitas jóvenes idénticamente heterocigóticas. Recordemos lo que sucede cuando muere uno o los dos miembros de la pareja real. Comenzará de nuevo el viejo ciclo incestuoso, con importantes consecuencias. La primera generación producida por incesto será muchísimo más variable que la generación anterior. No importa que la consideremos un apareamiento entre hermano-hermana, padre-hija o madre-hijo. El principio es el mismo en todos los casos, pero resulta más sencillo considerar un apareamiento hermano-hermana. Si tanto el hermano como la hermana son heterocigotos idénticos a su descendiente, se producirá una mezcolanza altamente variable de recombinaciones genéticas. Esto es consecuencia de la genética mendeliana elemental y sería de aplicación, en principio, a todos los animales y plantas, no sólo a las termitas. Si se toman dos individuos heterocigóticos uniformes y se cruzan, bien entre sí o bien con uno de los linajes homocigóticos paternos, se organiza un cisco colosal hablando en términos genéticos. La razón puede encontrarse en cualquier manual elemental de genética y no voy a exponerla aquí. Desde nuestro actual punto de vista, la consecuencia importante es que durante esta etapa del desarrollo de una colonia de termitas, un individuo está típicamente más próximo a sus hermanos, genéticamente, que a su descendiente potencial. Y esto, según vimos en el caso de los himenópteros haplodiploideos, es una precondición probable para la evolución de castas obreras altruistamente estériles. Pero incluso cuando no hay una razón especial para esperar que los individuos estén *más* próximos a sus hermanos que a su descendencia, suele haber una buena razón para esperar que los individuos estén *tan próximos* a sus hermanos como a su descendencia. La única condición necesaria es cierto grado de monogamia. Lo sorprendente del punto de vista de Hamilton es en cierto modo que no existen otras especies en las que las obreras estériles cuiden de sus hermanos y hermanas menores. Lo que sí *está* muy extendido, como constatamos cada vez más, es un tipo de versión aguda del fenómeno de la obrera estéril, conocido como «ayudar en el

nido». En muchas especies de pájaros y mamíferos, los adultos jóvenes, antes de partir para crear colonias propias, se quedan con sus padres durante una o dos temporadas y les ayudan a criar a sus hermanos y hermanas menores. Luego transmiten en el cuerpo de hermanos y hermanas copias de genes para esta función. Suponiendo que los beneficiarios son hermanos y hermanas plenos (en vez de medio hermanos), cada onza de alimento invertida en un hermano aporta el mismo beneficio por inversión, genéticamente hablando, que si se invirtiese en un hijo. Pero esto sólo es así si todo lo demás sigue igual. Hemos de atender a las desigualdades para poder explicar por qué en algunas especies se ayuda en el nido y en otras no. Pensemos, por ejemplo, en una especie de pájaros que anida en árboles vacíos. Estos árboles son muy apreciados, pues se dispone de una oferta limitada. Si se trata de un adulto joven cuyos padres viven aún, éstos estarán probablemente en posesión de uno de los pocos árboles vacíos existentes (tienen que haber poseído uno al menos hasta fecha reciente, pues de otro modo no existirían). Por lo tanto el pájaro está viviendo en un árbol vacío que constituye una preocupación constante, y los nuevos retoños ocupantes de esta incubadora productiva son hermanos y hermanas plenos, genéticamente tan próximos como lo sería la propia cría. Si el pájaro abandona el nido e intenta conseguir un árbol vacío propio, sus probabilidades de éxito serán escasas. Pero aunque tenga éxito, su cría no estará genéticamente más próxima a él que sus hermanos y hermanas. Una determinada cantidad de esfuerzo invertida en el árbol vacío de sus padres tiene un valor mayor que la misma cantidad de esfuerzo invertida en intentar crear el propio nido. Estas condiciones pueden favorecer entonces el cuidado de los hermanos, es decir, «ayudar en el nido». A pesar de todo lo cual, sigue siendo cierto que algunos individuos —o todos los individuos durante un tiempo— deben abandonar el nido y buscar árboles vacíos, o su equivalente en su especie. Utilizando la terminología de «traer individuos al mundo y preocuparse por ellos» establecida en el capitulo VII, *alguien* tiene que traer descendencia, pues ¡de otro modo no habría crías que cuidar! La idea básica aquí no es que «de otro modo se extinguiría la especie», sino más bien que en cualquier población dominada por genes para el cuidado puro de los demás, los genes para la crianza tenderán a llevar ventaja. En los insectos sociales, las reinas y los machos desempeñan el papel de criadores. Son éstos los que salen al mundo, a buscar nuevos «árboles vacíos», y esta es la razón por la que son alados, incluso en las hormigas, cuyas obreras carecen de alas. Estas castas reproductoras están especializadas de por vida. Los pájaros y mamíferos que ayudan en el nido se comportan de otro modo. Cada individuo pasa parte de su vida (habitualmente su primera o dos primeras temporadas adultas) como «obrero», ayudando a criar a los hermanos y hermanas menores, mientras que el resto de su vida aspira a ser «reproductor». ¿Qué sucede con los ratones moteados sin pelo descritos en la nota anterior? Que ilustran a la perfección el principio de «árbol vacío», aunque su preocupación no consiste, literalmente, en un árbol vacío. La clave de su historia es, probablemente, la desigual distribución del suministro de alimento bajo la sabana. Se alimentan principalmente en los túneles subterráneos. Estos túneles pueden ser muy largos y profundos. Un sólo túnel de una de estas especies puede acoger a más de 1.000 ratones moteados y, una vez hallado, puede albergar a la colonia durante meses e incluso años. Pero el problema está en encontrar túneles, pues éstos están muy dispersos y de forma aleatoria y esporádica por toda la sabana. Los ratones moteados tienen dificultades para encontrar una fuente de alimento; pero cuando la encuentran, vale la pena. Robert Brett ha calculado que un solo ratón moteado, trabajando en solitario, tendría que buscar tanto para encontrar un sólo túnel que desgastaría sus dientes en el empeño. Una gran colonia social, con madrigueras atentamente vigiladas, es una eficiente

ello puede predisponer a una hembra a cultivar a su propia madre como una máquina eficiente para hacer hermanas. Un gen para hacer hermanas de forma indirecta se reproduce más rápidamente que un gen para hacer descendientes de forma directa. Por lo tanto, la esterilidad de las obreras se desarrolló. Se puede presumir que no se debe a un accidente el hecho de que la verdadera sociabilidad, acompañada de esterilidad en las obreras, al parecer haya evolucionado no menos de once veces de forma independiente en los himenópteros y solamente una en el resto del reino animal, especialmente en las termitas.

Sin embargo, existe una trampa. Si las obreras tienen éxito en cultivar a su madre como a una máquina de producir hermanas, deben refrenar de alguna manera su tendencia natural a darles un número igual de hermanos. Desde el punto de vista de una obrera, las probabilidades de que un hermano contenga uno de sus genes en particular es sólo ¼. Por lo tanto, si a la reina se le permitiese producir machos y hembras en iguales proporciones, el cultivo no resultaría provechoso en lo que respecta a las obreras. No estarían ellas incrementando al máximo la propagación de sus preciosos genes.

Trivers y Haré se percataron de que las obreras deben intentar influir para que la proporción sexual favorezca a las hembras. Tomaron los cálculos de Fisher respecto a las proporciones sexuales óptimas (que consideramos en el capítulo anterior) y las adaptaron al caso especial de los himenópteros. Resultó que la relación óptima de inversión para una madre es, como de costumbre, 1:1. Pero la proporción óptima para una hermana es de 3:1 en favor de las hermanas y en contra de los hermanos. Si eres una hembra himenóptera, la manera más eficiente para propagar tus genes es abstenerte de procrear y hacer que tu madre te dé hermanas y hermanos reproductores en la proporción de 3:1. Pero si *debes* tener descendientes propios, puedes beneficiar más a tus genes teniendo hijos e hijas reproductores en igual proporción.

Como hemos visto, la diferencia entre las reinas y las obreras no es genética. En cuanto concierne a los genes, un embrión de hembra podría estar destinado a una obrera, la cual «desea» una proporción entre los sexos de 3:1, o bien a una reina, la cual «desea» una proporción de 1:1. ¿Qué significa este «desear»? Quiere decir que un gen que se encuentra en el cuerpo de una reina puede propagarse mejor si tal cuerpo invierte, de manera equitativa, en hijos e hijas reproductores. Pero el mismo gen, al encontrarse en el cuerpo de una obrera, puede propagarse mejor al hacer que la madre de tal cuerpo tenga más hijas que hijos. No hay una paradoja real. Un gen debe sacar la mejor ventaja de los niveles de poder que se encuentren a su disposición. Si se encuentra en posición de influir en el desarrollo de un cuerpo que está destinado a convertirse en una reina, su estrategia

---

mina de túneles. Cada individuo sale económicamente mejor parado formando parte de una unión de compañeros mineros. Por tanto, un gran sistema de madriguera, operado por docenas de obreros cooperadores, es un empeño constante, como nuestro hipotético «árbol vacío», ¡y más aún! Dado que viven en un próspero laberinto comunitario, y que su madre aun produce plenos hermanos y hermanas en su interior, resulta muy bajo el estímulo para abandonar la madriguera y crear una familia propia. Aunque algunos de los ratones jóvenes tuviesen sólo medio-hermanos, el argumento del «empeño permanente» aún puede ser lo suficientemente poderoso como para mantener en casa a los adultos jóvenes.

óptima para explotar tal control es una, y si se encuentra en posición de influir de forma que se desarrolle el cuerpo de una obrera, su estrategia óptima para explotar tal poder será otra.

Ello significa que existe un conflicto de intereses en cuanto al cultivo. La reina está «intentando» invertir equitativamente en machos y hembras. Las obreras tratan de modificar la proporción de los reproductores en el sentido que sea de tres hembras por cada macho. Si tenemos razón al representar a las obreras como cultivadoras y a la reina como hembra reproductora, presumiblemente las obreras tendrán éxito al lograr su relación de 3:1. Si no es así, si la reina representa lo que su nombre indica y las obreras son sus esclavas y las cuidadoras obedientes de las guarderías reales, entonces hemos de esperar que se produzca la relación de 1:1 que la reina «prefiere» que prevalezca. ¿Quién gana en este caso especial de la batalla de las generaciones? Es un caso que puede ser analizado y de hecho lo fue por Trivers y Haré, utilizando para ello un gran número de especies de hormigas.

La proporción entre los sexos que interesa es la de los machos y hembras reproductores. Éstos son aquellas formas grandes y aladas que emergen de los nidos de hormigas en estallidos periódicos con el fin de efectuar los vuelos nupciales, después de los cuales las jóvenes reinas pueden tratar de fundar nuevas colonias. Estas formas aladas son las que deben ser consideradas para establecer un cálculo de la proporción entre los sexos. Ahora bien, los machos y las hembras reproductores son, en muchas especies, muy desiguales en cuanto a tamaño. Ello complica las cosas, ya que, como vimos en el capítulo anterior, los cálculos de Fisher sobre la proporción óptima entre los sexos se aplica estrictamente no al *número* de machos y hembras, sino a la *cantidad de inversión* en los machos y en las hembras. Trivers y Haré hicieron concesiones a esta aseveración al considerar tales factores. Tomaron 20 especies de hormigas y estimaron la proporción entre los sexos en términos de inversión en los reproductores. Encontraron un resultado bastante aproximado a la relación de 3:1 de la proporción entre hembras y machos, predicha por la teoría de que son las obreras las que dirigen las cosas para su propio beneficio.[53]

---

[53] Richard Alexander y Paul Sherman escribieron un trabajo en el que criticaban los métodos y la conclusión de Trivers y Haré. Aceptaban que las proporciones sexuales con sesgo femenino son normales entre los insectos sociales, pero rechazaban la afirmación de que hay una buena proporción de 3 a 1. Preferían una explicación alternativa a los cocientes sexuales con sesgo femenino, explicación que, como la de Trivers y Haré, fue sugerida en primer lugar por Hamilton. Considero bastante convincente el razonamiento de Alexander y Sherman, pero confieso tener la sensación de que un trabajo tan hermoso como el de Trivers y Haré no puede estar totalmente equivocado.

Alan Grafen me señaló otro problema más preocupante relativo a los cocientes sexuales de himenópteros ofrecidos en la primera edición de este libro. He explicado esta cuestión en *The extended phenotype.* He aquí un breve extracto:

La obrera potencial permanece *aún* indiferente entre criar a sus hermanos y criar descendientes en cualquier cociente sexual de población concebible. Supongamos entonces que el cociente sexual tiene un sesgo femenino, incluso según la proporción de 3 a 1

Parece ser, entonces, que en las hormigas estudiadas el conflicto de intereses es «ganado» por las obreras. Hecho no muy sorprendente, ya que los cuerpos de las obreras, que son los guardianes de las guarderías, tienen más poder, en términos prácticos, que los cuerpos de las reinas. Los genes que intentasen manipular el mundo a través del cuerpo de las reinas serían superados en la maniobra por los genes que intentasen manipular el mundo a través del cuerpo de las obreras. Sería interesante buscar algunas circunstancias especiales en que pudiera suponerse que las reinas tienen un mayor poder práctico que las obreras. Trivers y Haré llegaron a la conclusión de que sería precisamente una tal circunstancia la que podría ser empleada como prueba crítica de la teoría.

Esto se deriva del hecho de que existen algunas especies de hormigas que admiten esclavos. Los obreros de las especies esclavizadoras no efectúan ningún trabajo ordinario, o si lo hacen, éste es bastante deficiente. Sin embargo, son muy eficientes en llevar a cabo incursiones en búsqueda de esclavos. Las verdaderas guerras, aquellas en que grandes ejércitos rivales luchan hasta la muerte, sólo se conocen entre los hombres y entre los insectos gregarios. En muchas especies de hormigas, la casta especializada de obreros, conocidos como soldados, posee formidables mandíbulas combatientes y dedica su tiempo a luchar por la colonia contra otros ejércitos de hormigas. Dichas incursiones constituyen sólo un tipo de esfuerzo bélico. Los esclavistas montan un ataque a un nido de hormigas pertenecientes a una especie diferente, intentan matar a los obreros o soldados que lo defienden y se llevan los huevos fecundados. Los cautivos rompen el cascarón en los nidos de sus raptores. No «se dan cuenta» de que son esclavos y se ponen a trabajar siguiendo su programa incorporado en su sistema nervioso y realizan todos los deberes que normalmente harían en su propio nido. Los obreros esclavistas o soldados continúan efectuando sus expediciones en búsqueda de más esclavos mientras los ya incorporados al nido se quedan y realizan las labores cotidianas como limpiar, proveer forraje y cuidar los huevos.

Los esclavos están, por supuesto, dichosamente ignorantes del hecho de que no están emparentados con la reina ni con las crías que están cuidando. Inconscientemente crían a los nuevos pelotones de esclavizadores. Ciertamente, la selección natural, actuando sobre los genes de las especies esclavas tiende a favorecer adaptaciones antiesclavitud. Sin embargo, evidentemente, no son plenamente eficaces, pues la esclavitud es un fenómeno ampliamente generalizado.

De dicho fenómeno debemos considerar la siguiente consecuencia, que es importante para nuestra presente perspectiva. La reina de las especies de hacedores de

---

predicha por Trivers y Haré. Como la obrera está más relacionada con su hermana que con su hermano o con su cría de ambos sexos, podría parecer que «prefiriese» criar hermanos que hijos, dado ese cociente sexual con sesgo femenino: ¿no está consiguiendo muy valiosas hermanas (y sólo unos cuantos hermanos relativamente carentes de valor) cuando opta por criar a los hermanos? Pero este razonamiento descuida el gran valor reproductivo de los machos en esta población como consecuencia de su rareza. La obrera puede no estar estrechamente emparentada con cada uno de sus hermanos, pero si los machos son raros en el conjunto de la población, cada uno de los hermanos tiene una alta probabilidad de ser antecesor de futuras generaciones.

esclavos se encuentra en una posición tal que puede inclinar la proporción de los sexos en el sentido que «prefiera». Ello se debe a que sus hijos verdaderos, los esclavistas, ya no ejercen poder práctico en las guarderías. Este poder es ahora ejercido por los esclavos. Estos piensan que están cuidando a sus propios parientes, y presumiblemente hacen lo que *sería apropiado en sus propios nidos* para alcanzar su deseada proporción de 3:1 en favor de las hermanas. Pero la reina de la especie de esclavistas es capaz de salir adelante con sus contramedidas, y no hay selección que opere en los esclavos para neutralizar dichas acciones, ya que los esclavos no tienen parentesco alguno con la nidada.

Supongamos, por ejemplo, que en cualquier especie de hormigas las reinas «intenten» encubrir los huevos de machos haciendo que huelan igual que los de hembras. La selección natural favorecerá, normalmente, cualquier tendencia a que los obreros «descubran» el engaño. Podemos imaginarnos una batalla evolutiva en la cual las reinas «cambiarán, continuamente, el código» y las obreras lo «descifrarán». La guerra será ganada por quienquiera que se las ingenie para transmitir más de sus genes a la próxima generación a través de los cuerpos de las reproductoras. Ello favorecerá a las obreras, según hemos visto. Pero cuando la reina de esta especie hacedora de esclavos cambia el código, los obreros esclavos se ven imposibilitados de desarrollar alguna habilidad que les permita descifrar tal código. Esto se debe a que, en un obrero esclavo, cualquier gen «para descifrar el código» no se encuentra representado en el cuerpo de ningún individuo reproductor y, por ende, no es traspasado. Todos los reproductores pertenecen a la especie esclavizadora y se encuentran emparentados con la reina, pero no con los esclavos. Si los genes de los esclavos se introducen en algún reproductor, será en aquellos que emerjan del nido original del cual fueron raptados. Los obreros esclavos, en el mejor de los casos, se encontrarán ocupados en tratar de descifrar el código equivocado. Por lo tanto, las reinas de las especies esclavistas pueden modificar su código libre e impunemente, sin que exista peligro alguno de que los genes para descifrar tal código sean propagados a la siguiente generación.

La conclusión de este complejo razonamiento es que debemos esperar, en las especies hacedoras de esclavos, que la proporción de inversión en los reproductores de ambos sexos se aproxime a la razón de 1:1 en lugar de la de 3:1. Por una vez, la reina tendrá todo a su gusto. Esto es precisamente lo que Trivers y Mare descubrieron, aun cuando estudiaron sólo dos de estas especies.

Debo destacar que he narrado la historia de una manera idealizada. La vida real no es clara y precisa. Por ejemplo, de todas las especies de insectos gregarios, la que nos resulta más conocida, la de la abeja de miel, parece seguir enteramente el camino «equivocado». Hay una inversión mucho mayor en los machos que en las reinas: algo que parece no tener sentido, ni desde el punto de vista de las obreras ni desde el de la reina madre. Hamilton ha ofrecido una posible solución a este acertijo. Señala que cuando una abeja reina abandona una colmena, lo hace con un gran enjambre de obreras acompañantes que la ayudan a empezar una nueva colonia. La colmena original pierde estas obreras, y el costo que ello significa debe ser considerado como parte del costo de reproducción: por cada reina que abandona la colmena, deben hacerse muchas obreras *extra*. La inversión en dichas obreras adicionales debe ser contabilizada como parte de la

inversión en las hembras reproductoras. Al computarse la relación entre los sexos, estas obreras extra deben pesar en la balanza en oposición a los machos. De modo que éste no sería un obstáculo serio para la teoría, después de todo.

Una llave más difícil de manejar en la elegante maquinaria de la teoría es el hecho de que, en algunas especies, la joven reina en su vuelo nupcial se une a varios machos en vez de a uno solo. Ello significa que la relación promedio entre sus hijas es menos de ¾, y aun puede aproximarse a ¼ en casos extremos. Es tentador, aunque probablemente no sea muy lógico, considerar esto como un golpe astuto dado por las reinas contra las obreras. De paso, indicaremos que puede sugerir que las obreras debieran acompañar a una reina en su viaje nupcial, e impedirle que se acople más de una vez. Esto de ninguna manera ayudaría a los genes de las obreras: sólo a los genes de la próxima generación de obreras. No existe un espíritu de cooperativismo entre las obreras como clase. Ellas sólo se «preocupan» de sus propios genes. A una obrera podría haberle «gustado» acompañar a su propia madre, pero no tuvo la oportunidad, ya que ni siquiera había sido concebida en aquel entonces. En su vuelo nupcial, una joven reina es la hermana de la actual generación de obreras, no la madre. Por consiguiente, ellas se encuentran a *su* lado más que al lado de la próxima generación de obreras, que son sólo sus sobrinas. Ya me da vueltas la cabeza y ya es tiempo de poner fin a este asunto.

He empleado la analogía del cultivo para indicar la función que las obreras himenópteras cumplen junto a sus madres. La granja sería una granja de genes. Las obreras usan a su madre, ya que es una fabricante más eficiente de copias de sus propios genes que ellas mismas. Los genes salen de la línea de producción en paquetes denominados individuos reproductores. Esta analogía del cultivo no debe ser confundida con otro caso de sentido muy diferente en que puede decirse que los insectos gregarios cultivan. Los insectos gregarios descubrieron, al igual que el hombre lo hizo mucho tiempo después, que el cultivo sistemático de alimento puede ser más eficiente que la caza y la recolección.

Por ejemplo, varias especies de hormigas de América y, al parecer, sin tener relación alguna con ellas, las termitas de África, cultivan «jardines de hongos». Las más conocidas son las denominadas hormigas parasol de Suramérica. Éstas operan con gran éxito. Se han descubierto colonias simples con más de dos millones de individuos. Sus nidos consisten en vastas redes de pasadizos y galerías subterráneos que penetran a una profundidad de tres metros o más, hechos mediante excavaciones de hasta cuarenta toneladas de tierra. Las cámaras subterráneas contienen los jardines de hongos. Las hormigas siembran deliberadamente hongos de una especie determinada en almácigos abonados especialmente, que preparan mediante la masticación de hojas hasta su reducción a fragmentos. En vez de reunir forraje para utilizarlo como alimento, las obreras almacenan las hojas para hacer el abono. El «apetito» que denota una colonia de hormigas parasol por estas hojas es gigantesco. Tal rasgo las convierte en una plaga importante para la economía; pero las hojas no constituyen su alimento sino el de sus hongos. Al fin las hormigas cosechan y comen los hongos y alimentan con ellos a su progenie. Los hongos son más eficientes para descomponer y asimilar el material de las hojas que los propios estómagos de las hormigas, y así es como estas últimas se

benefician de tal arreglo. Es posible que los hongos también resulten beneficiados, aun cuando sean cosechados: las hormigas los propagan de forma más eficiente a lo que podría hacerlo su propio mecanismo de dispersión de esporas. Más aún, las hormigas «desmalezan» el jardín de hongos, manteniéndolo libre de otras especies de hongos. Eliminar la competencia puede beneficiar a los hongos domésticos de las hormigas. Podría decirse que existe un tipo de relación de altruismo mutuo entre las hormigas y los hongos. Es un hecho notable que un sistema muy similar de cultivo de hongos se haya desarrollado, independientemente, entre las termitas, con las cuales no existe relación alguna.

Las hormigas poseen sus propios animales domésticos, así como sus plantas de cultivo. Los áfidos —pulgones verdes y otros insectos similares— están altamente especializados en absorber la savia de las plantas. Bombean la savia de las venas de las plantas, siendo en esto más eficientes que luego en digerirla. El resultado de ello es que excretan un líquido al que sólo se le ha extraído parte de su valor nutritivo. De la parte trasera del insecto salen gotas de secreción dulce con un alto contenido de azúcar a un ritmo considerable: en ciertos casos, la excreción emitida en una hora excede el propio peso del insecto. Dicha secreción dulce debería caer, normalmente, a tierra; bien podría haber sido el alimento providencial conocido como el «maná» del Antiguo Testamento. Pero las hormigas de diversas especies lo interceptan tan pronto como abandona el cuerpo del insecto. Las hormigas «ordeñan» a los áfidos frotando suavemente los cuartos traseros con sus antenas y patas. Los áfidos responden a esto: en algunos casos retienen aparentemente sus gotas hasta que una hormiga los acaricia, y aun retiran una gota si una hormiga no está dispuesta a recibirla. Se ha sugerido que algunos áfidos han desarrollado una parte posterior de aspecto y tacto similares al rostro de una hormiga, para atraerlas mejor. Lo que los áfidos ganan de esta relación es una aparente protección de sus enemigos naturales. Al igual que nuestro ganado lechero, viven a cubierto, y las especies de áfidos que son muy cultivados por las hormigas han perdido sus normales mecanismos de defensa. En ciertos casos las hormigas cuidan de los huevos de los áfidos dentro de sus propios nidos subterráneos, alimentan a las jóvenes crías y, por último, cuando han crecido, los llevan gentilmente hasta los terrenos de pasto que se encuentran protegidos.

Una relación en beneficio mutuo entre miembros de diferentes especies se denomina mutualismo o simbiosis. Los miembros de especies diferentes a menudo tienen mucho que ofrecer unos a otros, ya que pueden aportar distintas «habilidades» a la sociedad. Este tipo de asimetría fundamental puede llevar a estrategias evolutivamente estables de cooperación mutua. Los áfidos poseen las apropiadas partes bucales para bombear la savia de las plantas, pero tales partes succionadoras no son aptas para la defensa personal. Las hormigas no sirven para extraer la savia de las plantas, pero son buenas para pelear. Los genes de las hormigas para cultivar y proteger a los áfidos han sido favorecidos en el acervo génico de las hormigas. Los genes de los áfidos para cooperar con las hormigas han sido favorecidos en el acervo génico de los áfidos.

Las relaciones simbióticas en beneficio mutuo son comunes entre los animales y las plantas. Un liquen parece ser, considerado superficialmente, una planta individual como cualquier otra. Pero en realidad es una íntima unión simbiótica entre un hongo y un alga

verde. Ninguno de los dos socios podría vivir sin el otro. Si su unión se hubiese tornado sólo un poco más íntima, ya no hubiésemos sido capaces de decir que el liquen era un organismo doble. Por consiguiente, quizás existan otros organismos dobles o múltiples que nosotros no hemos reconocido como tales. ¿Quizá lo seamos hasta nosotros mismos?

Dentro de cada una de nuestras células hay numerosos cuerpos pequeños llamados mitocondrios. Los mitocondrios son fábricas químicas responsables del abastecimiento de la mayor parte de la energía que necesitamos. Si perdiésemos nuestros mitocondrios pereceríamos en cuestión de segundos. Recientemente se ha planteado, de manera verosímil, que los mitocondrios son, en origen, bacterias simbióticas que unieron sus fuerzas con nuestro tipo de células en las tempranas etapas de la evolución. Se han hecho sugerencias similares respecto a otros pequeños cuerpos contenidos en nuestras células. Es una de esas ideas revolucionarias que requieren tiempo para que se acepten, pero es una idea cuyo tiempo ha llegado. He considerado que llegaremos a aceptar la idea aún más radical de que cada uno de nuestros genes es una unidad simbiótica. Somos colonias gigantescas de genes simbióticos. Realmente no se puede hablar de «evidencias» que sustenten dicha idea, pero, como he tratado de insinuar en capítulos anteriores, realmente es inherente a la forma misma en que pensamos sobre cómo los genes operan en las especies sexuadas. La otra cara de la moneda es que los virus pueden ser genes que se han liberado de «colonias» tales como nosotros. Los virus consisten en ADN puro (o una molécula relacionada y autorreplicadora) rodeado por una cubierta de proteína. Los virus son todos parásitos. La hipótesis establece que han evolucionado de genes «rebeldes» que han escapado y ahora viajan de un cuerpo a otro directamente a través del aire, en lugar de hacerlo en vehículos más convencionales, como son los óvulos y los espermatozoides. Si esto fuese cierto, ¡bien podríamos considerarnos como colonias de virus! Algunos de ellos cooperan simbióticamente y viajan de un cuerpo a otro en los espermatozoides y los óvulos. Éstos son los «genes» convencionales. Otros viven parásitamente y viajan por cualquier medio que puedan emplear. Si el ADN parásito viaja en los espermatozoides y en los óvulos, quizá forme el excedente «paradójico» de ADN que ya he mencionado en el capítulo III. Si viaja a través del aire, o por otros medios, se denomina «virus» en el sentido usual del término.

Éstas son especulaciones para ser consideradas en el futuro. En el presente estamos interesados en la simbiosis al más alto nivel de las relaciones entre organismos multicelulares, más que dentro de ellos. El término simbiosis es convencionalmente empleado para designar asociaciones entre miembros de diferentes especies. Pero, ahora que hemos evitado considerar la evolución desde la perspectiva del «bien de las especies», parece no existir una razón lógica para distinguir las asociaciones entre miembros de diferentes especies como elementos aparte de las asociaciones entre miembros de la misma especie. En general, las asociaciones en beneficio mutuo evolucionarán si cada socio obtiene más de lo que aporta. Esto es válido tanto si nos referimos a miembros del mismo grupo de hienas como a criaturas completamente distintas tales como las hormigas y los áfidos, o las abejas y las flores. En la práctica será difícil distinguir entre casos de un genuino beneficio mutuo que opere igual para ambas partes, y casos de explotación por una de ellas.

En teoría es fácil imaginar la evolución de asociaciones de beneficio mutuo si los favores son otorgados y recibidos de forma simultánea, como en el caso de los socios que forman el liquen. Pero surgen problemas si existe un retraso entre conceder un favor y obtener su retribución. Ello se debe a que el primer receptor del favor puede sentirse tentado a engañar y rehusar retribuirlo cuando llegue su turno. La solución de este problema es interesante y vale la pena analizarlo en detalle. Puedo hacerlo mejor en términos de un ejemplo hipotético.

Supongamos que una especie de pájaro es infestada con parásitos de una especie particularmente desagradable de ácaros transmisores de una peligrosa enfermedad. Es muy importante eliminar a estos ácaros lo antes posible. Normalmente un pájaro puede desprender y eliminar a sus propios ácaros cuando limpia y compone sus plumas. Sin embargo, hay un lugar —la parte alta de su cabeza— que no puede alcanzar con su propio pico. A cualquier ser humano se le ocurre rápidamente la solución al problema. Un individuo puede no ser capaz de alcanzar su propia cabeza, pero nada es más fácil que hallar un amigo que lo haga por él. Más tarde, cuando el amigo se vea infestado de parásitos, se puede retornar el favor. El aseo mutuo es, de hecho, muy común tanto en las aves como en los mamíferos.

Intuitivamente, esto tiene sentido. Cualquiera que posea cierta previsión consciente se dará cuenta de que es prudente acceder al arreglo de ayuda mutua. Pero hemos aprendido a desconfiar de lo que parece ser, intuitivamente, prudente. Para el gen no existe la previsión. ¿Puede contarse con la teoría del gen egoísta para este tipo de ayuda mutua, o «altruismo recíproco», cuando existe una dilación entre la buena acción y su retribución? Williams abordó brevemente el problema en su libro publicado en 1966, al cual ya me he referido. Llegó a la conclusión, al igual que Darwin, de que el altruismo recíproco retardado puede evolucionar en aquellas especies capaces de reconocer y recordar a cada miembro como individuo. Trivers, en 1971, desarrolló más el tema. Cuando escribió, pudo disponer del concepto de Maynard Smith sobre la estrategia evolutivamente estable. De haber podido, pienso que lo hubiese utilizado ya que sirve para expresar, de una forma natural, sus ideas. Su referencia al «dilema del prisionero» —un acertijo favorito en la técnica de aplicación de la ley de probabilidades— nos demuestra que su pensamiento ya seguía estas pautas.

Supongamos que *B* tiene un parásito en la parte alta de su cabeza. *A* lo ayuda a deshacerse de él. Más tarde, se presenta la situación en que *A* tiene un parásito en su coronilla. Naturalmente, busca a *B* con el fin de que éste le retribuya su buena acción anterior. *B* simplemente lo desprecia y se aleja. *B* es un tramposo, un individuo que acepta el beneficio derivado del altruismo de otro ser, pero que no devuelve el favor, o si lo hace, es de forma insuficiente. A los tramposos les va mejor que a los altruistas indiscriminados, ya que obtienen beneficios sin pagar su costo. Con seguridad, el costo de asear la cabeza de otro individuo parece pequeño comparado con el beneficio de que le hayan eliminado un parásito peligroso, pero, de todas formas, no es insignificante Hay que emplear cierta energía y tiempo, siempre valiosos.

Asumamos que la población consiste en individuos que adoptan una de las dos estrategias. Al igual que en el análisis de Maynard Smith, no nos estamos refiriendo a

estrategias conscientes sino a programas de comportamiento inconsciente establecidos por los genes. Identifiquemos a las dos estrategias como la de los Incautos y la de los Tramposos. Los incautos asearán a cualquiera que lo necesite, de manera indiscriminada. Los tramposos aceptarán el altruismo practicado por los incautos, pero no asearán a nadie, ni siquiera a aquellos que le ayudaron previamente a eliminar el parásito. Como en el caso de los halcones y las palomas asignaremos, arbitrariamente, puntos como recompensa o castigo. No importa cuáles sean los valores exactos siempre que el beneficio por haber sido aseado exceda el costo del aseo. Si la incidencia de parásitos es alta, cualquier individuo incauto en una población de incautos puede contar con ser aseado tan a menudo como él haga tal labor. El resultado promedio para un incauto entre incautos es, por lo tanto, positivo. En realidad, a todos les va bastante bien y el término incauto parece inapropiado. Pero supongamos ahora que surge un tramposo en la población. Siendo el único con tal característica, puede contar con ser aseado por todos los demás, pero no pagará nada a cambio. Su resultado promedio es mejor que el promedio de un incauto. Por consiguiente, los genes para los tramposos empezarán a expandirse a través de la población. Pronto los genes para los incautos se extinguirán. Ello se debe a que, cualquiera que sea la proporción en la población, los tramposos siempre se las arreglarán mejor que los incautos. Consideremos, por ejemplo, el caso cuando la población consista en un 50% de incautos y un 50% de tramposos. El resultado promedio para los incautos y los tramposos será menor que el de cualquier individuo en una población de ciento por ciento de incautos. Pero, aun así, los tramposos obtendrán un resultado más alto que los incautos, ya que ellos obtendrán todos los beneficios —los que sean— y no pagarán nada en cambio. Cuando la proporción de los tramposos alcance un 90%, el resultado promedio para todos los individuos será muy bajo: muchos de ellos, de ambos tipos, pueden estar muñéndose por la infección transmitida por los parásitos. Pero todavía a los tramposos les irá mejor que a los incautos. Aun si toda la población tiende a la extinción, no se presentará el momento en que a los incautos les vaya mejor que a los tramposos. Por consiguiente, siempre que consideremos estas dos estrategias, nada podrá impedir la extinción de los incautos y, muy probablemente, también la extinción de toda la población.

Supongamos ahora que se plantea una tercera estrategia denominada de los «rencorosos». Los rencorosos asearán a extraños y a individuos quienes con anterioridad los hubiesen aseado a ellos. Sin embargo, si cualquier individuo los engaña, recordarán el incidente y le guardarán rencor: rehusarán asear a tal individuo en el futuro. En una población de rencorosos e incautos es imposible diferenciar a unos de otros. Ambos tipos se comportan de manera altruista hacia los demás y ambos obtienen un resultado promedio alto y parejo. En una población que consistiera en su mayoría en tramposos, un solo rencoroso no tendría mucho éxito. Gastaría considerable energía aseando a la mayoría de los individuos que encontrase, pues tardaría tiempo en acumular rencor contra todos ellos. Por otra parte, nadie lo asearía a él. Si los rencorosos se encuentran en escaso número comparado con los tramposos, el gen de los rencorosos se extinguirá. Una vez que los rencorosos lograran aumentar su número hasta constituir una proporción importante, sin embargo, sus posibilidades de encontrarse unos a otros llegarían a ser

bastante grandes para compensar el esfuerzo perdido en asear a los tramposos. Cuando se lograse esta proporción decisiva empezarían a obtener, como promedio, un resultado más alto que los tramposos y estos últimos se verían empujados, a un ritmo acelerado, hacia su extinción. Cuando los tramposos estuvieran prácticamente extintos, su índice de disminución se volvería más lento, y podrían sobrevivir como una minoría durante bastante tiempo. Ello se debe a que un tramposo, en tal situación, tendría sólo una pequeña probabilidad de encontrarse con el mismo rencoroso dos veces: por lo tanto, en la población, la proporción de individuos que guardasen rencor contra un determinado tramposo sería muy pequeña.

He contado la historia de estas estrategias como si fuese intuitivamente obvio lo que sucedería. En realidad no todo es tan obvio y tomé la precaución de simularlo en una computadora con el fin de asegurarme de que la intuición era correcta. La estrategia de los rencorosos, en efecto resultó ser evolutivamente estable en oposición a las de los incautos y los tramposos, en el sentido de que una población consistente en su mayoría en rencorosos, no se verá invadida por tramposos ni por incautos. Sin embargo, la de los tramposos también es una estrategia evolutivamente estable ya que una población que consista en una gran mayoría de tramposos no se verá invadida por rencorosos ni por incautos. Una población podría asentarse en cualquiera de estas dos EEE. A largo plazo podrá cambiar de una a la otra. Dependiendo de los valores exactos de las retribuciones —las suposiciones en la simulación son, por supuesto, completamente arbitrarias— uno u otro de los dos estados estables ejercerá una mayor «zona de atracción» y tendrá más posibilidades de triunfar. Adviértase, de paso, que a pesar de que la población de tramposos es más probable que se extinga que una población de rencorosos, ello no afecta a su posición como estrategia evolutivamente estable. Si una población alcanza una EEE que la lleva a su extinción, en efecto se extingue, y es una verdadera lástima.[54]

Es muy curioso observar en una computadora una simulación que empieza con una fuerte mayoría de incautos, una minoría de rencorosos que se encuentra justo sobre la frecuencia crítica, y una minoría integrada más o menos por el mismo número de tramposos. Lo primero que ocurre es un dramático quebranto de la población de incautos,

---

[54] El distinguido filósofo en que se ha convertido el último J.L.Mackie ha llamado la atención hacia una interesante consecuencia del hecho de que las poblaciones de mis «tramposos» y «rencorosos» puedan ser simultáneamente estables. Podría ser «una lástima» que una población llegue a un EEE que le conduzca a la extinción; Mackie añade que algunos tipos de EEE tienen más probabilidades que otros de provocar la extinción de una población. En este ejemplo particular, tanto Tramposo como Rencoroso son evolutivamente estables: una población puede estabilizarse en el equilibrio del Tramposo o en el del Rencoroso. La idea de Mackie es que las poblaciones que se estabilizan en el equilibrio del Tramposo tendrán, posteriormente, más probabilidades de extinguirse. Entre las EEE puede haber, por tanto, una especie de selección de alto nivel en favor del altruismo recíproco. Esto puede traducirse en un argumento en favor de un tipo de selección de grupo que, al contrario que la mayoría de las teorías de la selección de grupo, pueda funcionar realmente. He formulado mi argumentación en el artículo que lleva por título «En defensa de los genes egoístas».

al ser explotados por los despiadados tramposos. Los tramposos gozan una considerable explosión demográfica, que alcanza su máximo cuando el último de los incautos perece. Pero los tramposos aún deben tener en cuenta a los rencorosos. Durante el precipitado declive de los incautos, los rencorosos han ido decreciendo en número, sufriendo el embate de los prósperos tramposos, pero arreglándoselas para mantenerse firmes. Cuando ha desaparecido el último incauto y los tramposos ya no pueden lograr tan fácilmente su egoísta explotación, los rencorosos empiezan a aumentar lentamente a costa de los tramposos. Con firmeza su población empieza a cobrar auge. Su ritmo de incremento se acelera, la población de tramposos se desmorona hasta casi extinguirse, y luego se nivela, ya que goza del privilegio de su rareza y de la relativa libertad respecto a los rencorosos que dicha situación entraña. Sin embargo, lenta e inexorablemente los tramposos son eliminados y los rencorosos reinan como únicos integrantes de la población. Paradójicamente, al principio de la historia la presencia de los incautos, en realidad, puso en peligro a los rencorosos, ya que ellos fueron los responsables de la temporal prosperidad de los tramposos.

Dicho sea de paso, mi ejemplo hipotético sobre los peligros de no verse aseado por parte de otro es bastante verosímil. Los ratones que se mantienen aislados tienden a desarrollar llagas desagradables en aquellas partes de sus cabezas que quedan fuera de su alcance. En un estudio realizado, los ratones que se mantuvieron en grupos no sufrieron este perjuicio debido a que se lamían las cabezas unos a otros. Sería interesante comprobar la teoría del altruismo recíproco de forma experimental, y parece que los ratones podrían ser sujetos apropiados para tal trabajo.

Trivers analiza la notable simbiosis del pez limpiador (labro). Se sabe que aproximadamente cincuenta especies, incluyendo a los peces pequeños y a los camarones, viven de los parásitos que quitan de la superficie de peces más grandes que pertenecen a otras especies. El pez grande, obviamente, se beneficia de verse aseado y los peces limpiadores obtienen un buen abastecimiento de alimentos. La relación es simbiótica. En muchos casos, los peces grandes abren la boca y permiten que los peces pequeños se introduzcan para limpiar sus dientes, y que luego salgan nadando a través de sus agallas, que sufren igual tratamiento. Cabría esperar que un pez grande aguardase, astutamente, hasta haber sido cuidadosamente aseado y luego devorase al limpiador. Sin embargo, suele permitir que el pez limpiador se aleje sin ser molestado. Es ésta una hazaña considerable de aparente altruismo, ya que en muchos casos el pez limpiador es del mismo tamaño que la presa normal del pez grande.

Los peces limpiadores presentan una superficie listada y despliegan una danza especial que los cataloga como limpiadores. Los peces grandes tienden a abstenerse de comer a los peces pequeños que tienen el adecuado diseño de listas y que se aproximan a ellos mediante el adecuado tipo de danza. En lugar de ello, caen en un estado parecido a un trance y permiten el libre acceso del limpiador tanto a su parte externa como a su interior. Siendo los genes egoístas lo que son, no es extraño que hayan surgido tramposos despiadados y explotadores. Hay especies de peces pequeños que tienen la apariencia de los peces limpiadores y danzan de la misma forma, con el fin de asegurarse una conducta segura cuando se encuentran en la vecindad de un pez grande. Cuando el pez grande ha

caído en su trance expectante, el tramposo, en vez de extraerle los parásitos, arranca de un mordisco un trozo de la aleta del pez grande y huye apresuradamente. Pero, a pesar de los tramposos, la relación entre los peces limpiadores y sus clientes es predominantemente amigable y estable. La profesión de limpiador juega un importante papel en la vida diaria en la comunidad de los arrecifes de coral. Cada limpiador posee su propio territorio y se ha visto a los peces grandes hacer cola para que los atiendan como clientes ante una barbería. Es probablemente esta tenacidad local lo que hace posible la evolución, en este caso, de altruismo recíproco retardado. El beneficio que le reporta a un pez grande el poder regresar repetidas veces a la misma «barbería» en vez de buscar continuamente una nueva, debe compensar el costo de contenerse para no comer al limpiador. Puesto que los peces limpiadores son pequeños, lo aseverado anteriormente no es difícil de creer. La presencia de peces tramposos que se mimetizan con los peces limpiadores probablemente, de manera indirecta, ponga en peligro la buena fe de los limpiadores al provocar una presión de tipo menor sobre los peces grandes para que devoren a los peces listados. La tenacidad local por parte de los genuinos peces limpiadores permite a los clientes encontrarlos y evitar así a los tramposos.

En el hombre está bien desarrollada la memoria y la capacidad de reconocimiento de los individuos. Podemos esperar, por consiguiente, que el altruismo recíproco haya jugado un papel importante en la evolución humana.

Trivers llega hasta el extremo de sugerir que muchas de nuestras características psicológicas tales como la envidia, sentimiento de culpa, gratitud, simpatía, etc., han sido planeadas por la selección natural como habilidades perfeccionadas de engañar, de detectar engaños y de evitar que otra gente piense que uno es un tramposo. De especial interés son los «engañosos sutiles» que parecen estar pagando un favor recibido pero que, sin cejar, devuelven levemente menos de lo que reciben. Es aun posible que el abultado cerebro del hombre y su predisposición a razonar matemáticamente haya desarrollado un mecanismo de engaño más tortuoso y de una detección más penetrante del engaño cometido por otros. El dinero constituye un signo formal de altruismo recíproco retardado.

No tiene fin la fascinante especulación que engendra la idea de altruismo recíproco cuando la aplicamos a nuestra propia especie. El tema es tentador, pero no soy mejor para tales especulaciones que cualquier otro hombre y dejo al lector que se entretenga en ello.

XI. MEMES: LOS NUEVOS REPLICADORES

Hasta ahora no he hablado mucho sobre el hombre en particular, aun cuando tampoco lo he excluido de manera deliberada. Una de las razones por las cuales he empleado el término «máquina de supervivencia» es su ventaja sobre la palabra «animal», que hubiese excluido a las plantas y, en la mente de algunas personas, a los seres humanos. Las hipótesis que he planteado deberían, a primera vista, aplicarse a cualquier ser en evolución. Si se ha de exceptuar a alguna especie debe ser por muy buenas razones particulares. ¿Existe alguna buena razón para suponer que nuestra propia especie es única? Pienso que la respuesta debe ser afirmativa.

La mayoría de las características que resultan inusitadas o extraordinarias en el hombre pueden resumirse en una palabra: «cultura». No empleo el término en su connotación presuntuosa sino como la emplearía un científico. La transmisión cultural es análoga a la transmisión genética en cuanto, a pesar de ser básicamente conservadora, puede dar origen a una forma de evolución. Geoffrey Chaucer no podría mantener una conversación con un moderno ciudadano inglés, pese a que están unidos uno al otro por una cadena ininterrumpida de unas veinte generaciones de ingleses, cada uno de los cuales podía hablar con sus vecinos inmediatos de la cadena igual que un hijo habla a su padre. Parece ser que el lenguaje «evoluciona» por medios no genéticos y a una velocidad más rápida en órdenes de magnitud que la evolución genética.

La transmisión cultural no es un fenómeno exclusivo del hombre. El mejor ejemplo, no humano, que conozco ha sido recientemente presentado por P. F. Jenkins al describir el canto de un pájaro del orden de los paseriformes que vive en unas islas frente a Nueva Zelanda. En la isla en que él trabajó había un repertorio total aproximado de nueve cantos distintos. Cualquier macho determinado entonaba solamente uno o unos pocos de esos cantos. Los machos pudieron ser clasificados en grupos según los dialectos. Por ejemplo, un grupo de ocho machos con territorios aledaños entonaban un canto determinado, llamado canción CC. Otros grupos dialectales entonaban cantos diferentes. En ciertas ocasiones los miembros de un grupo clasificados según el dialecto compartían más de una canción. Comparando las canciones de los padres y las de los hijos, Jenkins demostró que los tipos o modelos de canciones no eran heredados genéticamente. Cada joven macho podía adoptar canciones de sus vecinos territoriales por imitación, de una manera análoga al lenguaje humano. Durante la mayor parte del tiempo que Jenkins pasó allí, había un número fijo de canciones en la isla, una especie de «acervo de canciones» del cual cada macho extraía su propio pequeño repertorio. Pero, en ciertas ocasiones, Jenkins tuvo el privilegio de presenciar el «invento» de una nueva canción, que ocurría al cometerse una equivocación al imitar una antigua. Lo describe así: «Se ha demostrado que surgen nuevas formas de canciones ya sea por cambio de tono de una nota, por repetición de una nota, omisión de notas y combinación de partes o trozos de otras canciones existentes... La aparición de la nueva forma se producía abruptamente y el

producto era bastante estable durante un período de años. Más adelante, en cierto número de casos, la variante era transmitida con precisión en su nueva forma a jóvenes reclutas, de manera que se desarrollaba un grupo coherente y reconocible de cantores.» Jenkins se refiere a los orígenes de nuevas canciones como «mutaciones culturales». El canto de este paseriforme evoluciona ciertamente por medios no genéticos. Existen otros ejemplos de evolución cultural en pájaros y en monos, pero sólo se trata de curiosas rarezas. Nuestra propia especie es la que realmente demuestra lo que la evolución cultural puede lograr. El lenguaje sólo es un ejemplo entre muchos. Las modas en el vestir y en los regímenes alimentarios, las ceremonias y las costumbres, el arte y la arquitectura, la ingeniería y la tecnología, todo evoluciona en el tiempo histórico de una manera que parece una evolución genética altamente acelerada, pero en realidad nada tiene que ver con ella. Sin embargo, al igual que en la evolución genética, el cambio puede ser progresivo. En cierto sentido, la ciencia moderna es en verdad mejor que la ciencia antigua. No solamente cambia nuestra comprensión del universo a medida que transcurren los siglos, sino que también la mejora. Se ha admitido que el actual estallido de progresos se remonta sólo al Renacimiento, que fue precedido por un período deprimente de estancamiento en el cual la cultura científica quedó petrificada al nivel alcanzado por los griegos. Pero, como vimos en el capítulo V, la evolución genética también puede seguir un curso de breves estallidos entre niveles estables.

La analogía entre la evolución cultural y la genética ha sido frecuentemente señalada, en ocasiones en el contexto de innecesarias alusiones místicas. La analogía entre progreso científico y evolución genética por selección natural ha sido ilustrada especialmente por sir Karl Popper. Desearía adentrarme algo más en algunos sentidos que también están siendo explorados, por ejemplo, por el genetista L. L. Cavalli-Sforza, el antropólogo F. T. Cloak y el etólogo J. M. Cullen.

Como entusiasta darwiniano que soy, no me he sentido satisfecho con las explicaciones dadas por aquellos que comparten mi entusiasmo respecto al comportamiento humano. Han intentado buscar «ventajas biológicas» en diversos atributos de la civilización humana. Por ejemplo, la religión tribal ha sido considerada como un mecanismo de cristalización de la identidad de un grupo, válida para las especies que cazan en grupos y cuyos individuos confían en la cooperación para atrapar una presa grande y rápida. Con frecuencia tales teorías son estructuradas en base a preconceptos evolutivos y sus términos son implícitamente partidarios de la selección de grupos, pero es posible replantear dichas teorías en términos de la ortodoxa selección de genes. El hombre puede muy bien haber pasado grandes porciones de los últimos millones de años viviendo en pequeños grupos integrados por parientes. La selección de parentesco y la selección en favor del altruismo recíproco pudo actuar sobre los genes humanos para producir gran parte de nuestras tendencias y de nuestros atributos psicológicos básicos. Estas ideas parecen satisfactorias hasta este momento, pero encuentro que no afrontan el formidable desafío de explicar la cultura, la evolución cultural y las inmensas diferencias entre las culturas humanas alrededor del mundo, que abarcan desde el total egoísmo de los Ik de Uganda, según la descripción de Colin Turnbull, hasta el gentil altruismo del Arapesh de Margaret Mead. Pienso que debemos

empezar nuevamente desde el principio hasta remontarnos a los primeros orígenes. La hipótesis que plantearé, por muy sorprendente que pueda parecer al provenir del autor de los capítulos precedentes, es que, para una comprensión de la evolución del hombre moderno, debemos empezar por descartar al gen como base única de nuestras ideas sobre la evolución. Soy un entusiasta darwiniano, pero creo que el darwinismo es una teoría demasiado amplia para ser confinada en el estrecho contexto del gen. El gen figurará en mi tesis como una analogía, nada más. ¿Qué es, después de todo, lo peculiar de los genes? La respuesta es que son entidades replicadoras. Se supone que las leyes de la física son verdaderas en todo el universo accesible. ¿Existe algún principio en biología que pueda tener una validez universal semejante? Cuando los astronautas viajan a los distantes planetas y buscan indicios de vida, acaso esperen hallar criaturas demasiado extrañas y sobrenaturales para que pueda concebirlas nuestra imaginación. Pero, ¿existe algo que sea cierto para todo tipo de vida, dondequiera que se encuentre y cualquiera que sea la base de su química? Si existen formas de vida cuya química esté basada en el silicio en lugar del carbón, o en el amonio en lugar del agua; si se descubren criaturas que mueren al ser hervidas a -100 grados centígrados; si se descubre una forma de vida que no esté basada en absoluto en la química sino en reverberantes circuitos electrónicos, ¿existirá aún algún principio general que sea válido respecto a todo tipo de vida? Obviamente no lo sé, pero si tuviese que apostar, pondría mi dinero en un principio fundamental. Tal es la ley según la cual toda vida evoluciona por la supervivencia diferencial de entidades replicadoras.[55] El gen, la molécula de ADN, sucede que es la entidad replicadora que prevalece en nuestro propio planeta. Puede haber otras. Si las hay, siempre que se den otras condiciones, tenderán, casi inevitablemente, a convertirse en la base de un proceso evolutivo.

Pero, ¿debemos trasladarnos a mundos distantes para encontrar otros tipos de replicadores y, por consiguiente, otros tipos de evolución? Pienso que un nuevo tipo de replicador ha surgido recientemente en este mismo planeta. Lo tenemos frente a nuestro rostro. Se encuentra todavía en su infancia, aún flotando torpemente en su caldo primario,

---

[55] Mi apuesta a que toda vida, en cualquier lugar del universo, habría evolucionado por medios darwinianos ha quedado formulada y justificada más detalladamente en mi artículo «Darwinismo universal» y en el último capítulo de *El relojero ciego.* Demuestro allí que todas las alternativas al darwinismo sugeridas son, por principio, incapaces de explicar la complejidad organizada de la vida. El argumento es de carácter general, y no basado en hechos particulares sobre la vida, según la conocemos hoy. Como tal, ha sido criticada por científicos lo suficientemente pedestres como para pensar que esclavizarse a una probeta (o a un cultivo frío y turbio) constituye el único método de descubrimiento posible en la ciencia. Un crítico se quejaba de que mi argumentación era «filosófica», como si eso fuese una suficiente condena. Filosófica o no, el hecho es que ni él ni nadie ha encontrado fallo alguno en mis afirmaciones. Y los argumentos «de principio» como el mío, lejos de ser irrelevantes para el mundo real, pueden ser más *poderosos* que los argumentos basados en una investigación fáctica particular. Mi razonamiento, si es correcto, revela algo importante sobre la vida en el universo. La investigación de laboratorio y de campo sólo puede hablarnos de la vida que hemos encerrado en ambos lugares.

pero ya está alcanzando un cambio evolutivo a una velocidad que deja al antiguo gen jadeante y muy atrás.

El nuevo caldo es el caldo de la cultura humana. Necesitamos un nombre para el nuevo replicador, un sustantivo que conlleve la idea de una unidad de transmisión cultural, o una unidad de *imitación*. «Mímeme» se deriva de una apropiada raíz griega, pero deseo un monosílabo que suene algo parecido a «gen». Espero que mis amigos clasicistas me perdonen si abrevio mímeme y lo dejo en *meme*.[56] Si sirve de algún consuelo, cabe pensar, como otra alternativa, que se relaciona con «memoria» o con la palabra francesa *même*. En inglés debería pronunciarse «mi:m». Ejemplos de memes son: tonadas o sones, ideas, consignas, modas en cuanto a vestimenta, formas de fabricar vasijas o de construir arcos. Al igual que los genes se propagan en un acervo génico al saltar de un cuerpo a otro mediante los espermatozoides o los óvulos, así los memes se propagan en el acervo de memes al saltar de un cerebro a otro mediante un proceso que, considerado en su sentido más amplio, puede llamarse de imitación. Si un científico escucha o lee una buena idea, la transmite a sus colegas y estudiantes. La menciona en sus artículos y ponencias. Si la idea se hace popular, puede decirse que se ha propagado, esparciéndose de cerebro en cerebro. Como mi colega N. K. Humphrey claramente lo resumió en un previo borrador del presente capítulo: «...se debe considerar a los memes como estructuras vivientes, no metafórica sino técnicamente.[57] Cuando plantas un meme

---

[56] Al parecer, el término «meme» está resultando un buen meme. Hoy se utiliza mucho y en 1988 se unió a la lista oficial de términos a considerar en las futuras ediciones de los Diccionarios de Inglés de Oxford. Por ello me siento más obligado a repetir que mis propuestas relativas a la cultura humana eran modestas casi hasta el aburrimiento. Mis verdaderas ambiciones —y son verdaderamente grandes— van absolutamente en otra dirección. Pretendo postular un poder casi ilimitado para entidades autorreplicadoras ligeramente inexactas, tan pronto como surgen en cualquier lugar del universo. Ello se debe a que tienden a convertirse en la base de la selección darwiniana que, con las suficientes generaciones, desarrolla acumulativamente sistemas de gran complejidad. Creo que, en las condiciones adecuadas, los replicadores se unen automáticamente para crear sistemas, o máquinas, que los dispersan y actúan para favorecer su continua replicación. Los diez primeros capítulos de *El gen egoísta* se han centrado exclusivamente en un tipo de replicador, el gen. Al analizar los memes en el último capítulo estaba intentado hacer una defensa de los reproductores en general, y mostrar que los genes no eran los únicos miembros importantes de esa importante clase. No estoy seguro de si el medio de la cultura humana está realmente en posesión de lo que supone mantener en funcionamiento una forma de darwinismo. Pero en cualquier caso es una cuestión secundaria. El capítulo XI habrá cumplido su misión si el lector cierra el libro con la sensación de que las moléculas de ADN no son las únicas entidades que pueden formar la base de la evolución darwiniana. Mi propósito era recortar a escala los genes, y no esculpir una gran teoría de la cultura humana.

[57] El ADN es una pieza de soporte físico autorreplicadora. Cada pieza tiene una estructura particular, diferente de otras piezas rivales de ADN. Si los memes de los cerebros son análogos a los genes, deben ser estructuras cerebrales autorreplicadoras, patrones reales de conexión neurona! que se reconstruyen a sí mismos en un cerebro después de

fértil en mi mente, literalmente parásitas mi cerebro, convirtiéndolo en un vehículo de propagación del meme, de la misma forma que un virus puede parasitar el mecanismo genético de una célula anfitriona. Y ésta no es sólo una forma de expresarlo: el meme, para —digamos— "creer en la vida después de la muerte", se ha realizado en verdad físicamente, millones de veces, como una estructura del sistema nervioso de los hombres individuales a través del mundo.»

Consideremos la idea de Dios. Ignoramos cómo surgió en el acervo de memes. Probablemente se originó muchas veces mediante «mutaciones» independientes. En todo caso es muy antigua, ciertamente. ¿Cómo se replica? Mediante la palabra escrita o hablada, con ayuda de una música maravillosa y un arte admirable. ¿Por qué tiene un valor tan alto de supervivencia? Recordemos que aquí el «valor de supervivencia» no significa valor para un gen en un acervo génico, sino valor para un meme en un acervo de memes. La pregunta significa realmente: ¿Qué hay en la idea de un dios que le da estabilidad y penetración en el medio cultural? El valor de supervivencia del meme dios en el acervo de memes resulta de la gran atracción psicológica que ejerce. Aporta una respuesta superficialmente plausible a problemas profundos y perturbadores sobre la existencia. Sugiere que las injusticias de este mundo serán rectificadas en el siguiente. Los «brazos eternos» sostienen un cojín que amortigua nuestras propias insuficiencias y que, a semejanza del placebo de un médico, no es menos efectivo que éste por el hecho de ser imaginario. Éstas son algunas de las razones de por qué la idea de Dios es copiada tan prontamente por las generaciones sucesivas de cerebros individuales. Dios existe, aun cuando sea en la forma de un meme con alto valor de supervivencia, o poder contagioso, en el medio ambiente dispuesto por la cultura humana.

Algunos de mis colegas me han sugerido que esta exposición del valor de supervivencia del meme dios da por supuesto lo que queda por probar. En último análisis desean siempre retroceder a la «ventaja biológica». Para ellos no es suficiente decir que la idea de un dios ejerce una «gran atracción psicológica». Desean saber *por qué* es así.

---

otro. Siempre había sentido cierta aprensión a expresar esto en voz alta, porque sabemos mucho menos sobre el cerebro que sobre los genes y, por tanto, tenemos una idea necesariamente vaga acerca de cómo podría ser una estructura cerebral semejante. Por tanto me sentí muy aliviado al recibir recientemente un interesante artículo de Juan Delius, de la Universidad alemana de Constanza. Delius, al contrario que yo, no tiene que pedir disculpas, porque es un distinguido científico en el campo de la fisiología cerebral, cosa que yo no soy. Por ello me complace que haya sido lo suficientemente audaz como para ilustrar la idea publicando una detallada imagen de cómo podría ser el soporte físico neuronal de un meme. Entre otras interesantes cosas, analiza, mucho más detenidamente que yo, la analogía entre memes y parásitos; para ser más preciso, en el espectro en el que los parásitos malignos constituyen un extremo y los benignos «simbiontes» el otro extremo. Me gusta especialmente este enfoque por mi propio interés en los efectos «fenotípicos extendidos» de los genes parasitarios sobre la conducta del huésped (véase el capítulo XIII de este libro y especialmente el capítulo XII de *The Extended Phenotype).* Delius, además, subraya la clara separación existente entre los memes y sus efectos («fenotípicos»). Y reitera la importancia de los complejos de memes coadaptados, en los que se seleccionan los memes por su mutua compatibilidad.

La atracción psicológica significa una atracción que experimentarían los cerebros, y éstos son diseñados por la selección natural de los genes en los acervos génicos. Desean saber alguna forma por la cual el poseer un cerebro con tales características mejora la supervivencia de los genes.

Siento gran simpatía hacia esta actitud y no dudo que existen ciertas ventajas genéticas en tener cerebros del tipo que tenemos. Pero, sin embargo, pienso que estos colegas, si estudiasen cuidadosamente las bases de sus propias hipótesis, encontrarían que dan por supuesto tanto como yo. Fundamentalmente, la razón por la cual es una buena política el que intentemos explicar los fenómenos biológicos en términos de ventaja para los genes, es que los genes hacen réplicas de sí mismos. Tan pronto como el caldo primario presentó las condiciones en que las moléculas pudieron hacer copias de sí mismas, los propios replicadores asumieron la dirección del proceso. Durante más de tres mil millones de años, el ADN ha sido el único replicador del cual vale la pena preocuparse en el mundo. Pero eso no quiere decir que mantenga estos derechos monopolistas para siempre. Siempre que surjan condiciones en las cuales un nuevo replicador *pueda* hacer copias de sí mismo, estos nuevos replicadores tenderán a hacerse cargo de la situación y a empezar un nuevo tipo de evolución propia. Una vez que empiece dicha evolución, en modo alguno se verá necesariamente subordinada a la antigua. La antigua evolución seleccionadora de genes, al hacer los cerebros, proveyó el «caldo» en el cual surgieron los primeros memes. Una vez que surgieron estos memes capaces de hacer copias de sí mismos, se inició su propio y más acelerado tipo de evolución. Nosotros, los biólogos, hemos asimilado la idea de evolución genética tan profundamente que tendemos a olvidar que ésta es sólo uno de los muchos posibles tipos de evolución.

Por la imitación, considerada en su sentido más amplio, es como los memes *pueden* crear réplicas de sí mismos. Pero así como no todos los genes que pueden hacer copias lo efectúan con éxito, así también algunos memes tienen un éxito mayor que otros en el acervo de memes. Este hecho es análogo al de la selección natural. He mencionado ejemplos individuales de cualidades que tienden a condicionar un alto valor de supervivencia entre los memes. Pero, en general, deben ser los mismos que aquellos analizados respecto a los replicadores en el capítulo II: longevidad, fecundidad y fidelidad en la copia. La longevidad de una copia cualquiera de un meme es probablemente de relativa insignificancia, como lo es para una copia cualquiera de un gen. La copia de la melodía *Auld Lang Syne* que existe en mi cerebro durará sólo el resto de mi vida.[58] La copia de la misma melodía que se encuentra impresa en mi volumen de

---

[58] El ejemplo que puse de la canción «Auld Lang Syne» fue, inconscientemente, un ejemplo afortunado y revelador. Se debe a que, casi universalmente, se reproduce con un error, con una mutación. El estribillo se canta, casi siempre, como «For the sake of auld lang syne», mientras que lo que Burns escribió realmente fue «For auld lang syne». Un darwiniano de tendencia mémica se preguntará inmediatamente cuál ha sido el «valor de supervivencia» de la frase interpolada, «the sake of» (en razón de). Recuérdese que no estamos buscando las formas en que *las personas* puedan haber sobrevivido mejor cantando la canción de diferente manera. Estamos buscando formas en las que la propia

The Scottish Student's Song Book tiene pocas posibilidades de durar mucho tiempo más. Pero espero que existirán copias de la misma melodía tanto impresas como en el cerebro *de* otras personas durante muchos siglos venideros. Al igual que en el caso de los genes, la fecundidad es mucho más importante que la longevidad de determinadas copias. Si el meme es una idea científica, su difusión dependerá de cuan aceptable sea para la población de individuos científicos; una medida aproximada de su valor de supervivencia podría obtenerse al contar el número de veces que ha sido mencionada en años sucesivos

---

alteración pueda haber sido buena para sobrevivir en el acervo mémico. Todo el mundo aprende esta canción en la infancia, no leyendo a Burns, sino oyendo cantar la canción en la víspera de Año Nuevo. Se presume que antiguamente todo el mundo cantaba la canción correctamente. «For the sake of» debe haber surgido como una rara mutación. Nuestra pregunta es: ¿por qué se ha extendido la mutación inicialmente rara de forma tan insidiosa que ha pasado a ser la norma en el acervo mémico?

No creo que haya que buscar muy lejos la respuesta. La «s» sibilante es notablemente molesta. A los coros de iglesia se les conmina a pronunciar las «s» lo más ligeramente posible, pues de otro modo un siseo resonaría por toda la iglesia. A un sacerdote susurrante situado en el altar de una gran catedral se le oye a veces desde la parte posterior de la nave como una esporádico susurro de eses. La otra consonante de «sake», la «k» es casi igualmente penetrante. Imaginemos que 19 personas están cantando correctamente «For auld lang syne» y a una persona, situada en algún lugar de la estancia, se le escapa «For the sake of auld lang syne». Un niño que oye por vez primera la canción, está dispuesto a cantarla, pero no conoce con seguridad las palabras. Aunque casi todo el mundo esté cantando «For auld lang syne», el siseo de la «s» y el golpe de la «k» se abren paso en los oídos del niño, y cuando vuelve a canturrear el estribillo, también él cantará «For the sake of auld lang syne». El meme mutante ha tornado otro vehículo. Si hay otros niños en el lugar, o adultos que no conocen con seguridad la estrofa, probablemente cambiarán a la forma mutante la próxima vez que canten la canción. No es que «prefieran» la forma mutante. En realidad no conocen las palabras y están dispuestas a aprenderlas. Aunque los que las conocen mejor canten indignados «For auld lang syne» con lodo su chorro de voz (¡como hago yo!), las palabras correctas no tienen consonantes destacadas, y la forma mutante, aún cantada apáticamente, resulta mucho más fácil de oír.

Un caso parecido es el de «Rule Britannia». La segunda línea correcta del coro es «Britannia, rule the waves». Pues bien, casi universalmente se canta como «Britannia rules The waves». Aquí la «s» insistentemente siseante del meme se ve facilitada por un factor adicional. El significado pretendido por el poeta (James Thompson) era presuntamente imperativo (Britania. ¡sal y domina los mares!) o quizás subjuntivo (que Britania domine los mares). Pero superficialmente resulta mucho más fácil confundir la frase como si estuviese en indicativo (Britania, de hecho, domina en los mares). Este meme mutante tiene, pues, dos valores de supervivencia por encima de la forma original a que ha sustituido: suena más y es más fácil de entender.

La prueba definitiva de una hipótesis debería ser experimental. Debería ser posible inyectar el meme siseante, de forma deliberada, en el acervo mémico a muy baja frecuencia, y ver cómo se extiende gracias a su propio valor de supervivencia. ¿Qué tal si algunos de nosotros empezamos a cantar «Dios salva a la Reina»?

en las revistas científicas.[59] Si es una tonada popular, su difusión a través del acervo de memes puede ser medida por el número de personas a las cuales se haya escuchado

[59] Odiaría esta idea si se interpretase como que su carácter «pegadizo» es el único criterio de aceptación de una idea científica. ¡Después de todo, algunas ideas científicas son efectivamente correctas, y otras no! Su corrección puede contrastarse; puede diseccionarse su lógica. En realidad, las teorías científicas no son como las melodías *pop,* las religiones o los peinados *punk.* No obstante, además de una lógica, existe una sociología de la ciencia. Algunas ideas científicas malas pueden difundirse considerablemente, al menos durante un tiempo. Y algunas buenas ideas permanecen dormidas durante años antes de, finalmente, atraer y colonizar la imaginación científica.

Podemos encontrar un ejemplo excelente de este letargo seguido de difusión acelerada en una de las principales ideas de este libro, la teoría de Hamilton de la selección de parentesco. Pensé que podía ser un caso idóneo para ensayar la idea de medir la difusión del meme por el recuento de las referencias en las publicaciones científicas. En la primera edición indiqué: «Sus dos ponencias de 1964 se encuentran entre las aportaciones más importantes a la etología social conocidas hasta ahora, y nunca he sido capaz de comprender la causa de que hayan sido tan desatendidas por parte de los etólogos (su nombre ni siquiera aparece en el índice de dos importantes libros de texto de esta materia, ambos publicados en 1970). Afortunadamente, han aparecido signos recientes de un renovado interés por sus ideas.» Escribí esto en 1976. Rastreemos el curso de este resurgimiento mémico durante la década posterior.

Science citation index es una curiosa publicación en la que puede buscarse cualquier artículo publicado y comprobar el número de publicaciones posteriores que lo han citado en un determinado año. Tiene por objeto servir de ayuda para rastrear la literatura sobre un determinado tema. Los comités de nombramientos universitarios se han habituado a utilizarlo como una forma aproximada y fácil (demasiado aproximada y fácil) de comparar los méritos científicos de los solicitantes de empleo. Contando las citas de los artículos de Hamilton, a partir de 1964, podemos rastrear aproximadamente el progreso de sus ideas en la consciencia de los biólogos (figura 1). El inicial estado letárgico resulta bastante obvio. Luego parece registrarse un drástico aumento del interés por la selección de parentesco durante la década de los 70. Si hay un punto en el cual comienza la tendencia ascendente, parece ser entre 1973 y 1974. La marcha ascendente se afianza hasta alcanzar su punto álgido en 1981, tras el cual la tasa anual de citas fluctúa irregularmente siguiendo una pauta en meseta.

Se ha extendido el mito mémico de que el auge de interés por la selección de parentesco vino desencadenado por algunos libros publicados entre 1975 y 1976. La gráfica, con su ascenso en 1974, parece desmentir esta idea. Por el contrario, podrían aportarse pruebas en apoyo de una hipótesis muy diferente: la de que estamos ante una de esas ideas que están «en el aire», a las que «le ha llegado su hora». De acuerdo con esta idea, esos libros de mediados de los 70 serían síntomas del efecto de «seguir la moda» en vez de su causa primaria.

Quizás se trata, efectivamente, de un caso de «seguir la moda» a largo plazo, de lento inicio y aceleración exponencial, que empezó mucho antes. Una forma de contrastar esta hipótesis exponencial simple es trazar las citas acumulativamente en una escala *logarítmica.* Cualquier proceso de crecimiento cuya tasa de crecimiento es proporcional al tamaño ya alcanzado, se denomina crecimiento exponencial. Un proceso exponencial típico es una epidemia:

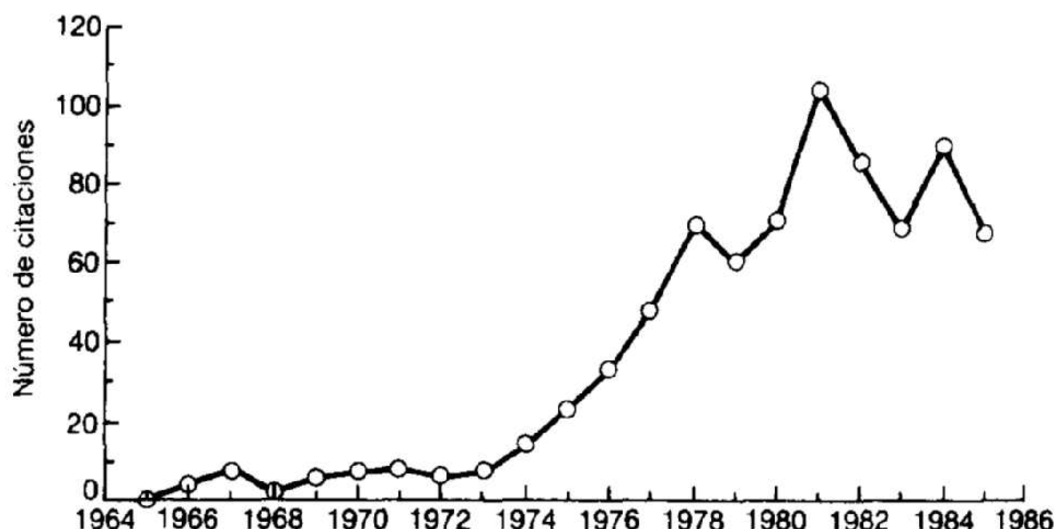


Figura 1. Citas anuales de Hamilton (1964) en el *Science Citation Index*

cada persona transmite el virus a otras varias, cada una de las cuales lo transmite a su vez al mismo número de personas, con lo que el número de víctimas aumenta a un ritmo cada vez mayor. Una curva se diagnostica como exponencial cuando se convierte en una línea recta trazándola a escala logarítmica. No es necesario, pero es conveniente y convencional, trazar estas gráficas logarítmicas acumulativamente. Si la difusión del meme de Hamilton fuese realmente como una epidemia, los puntos de una gráfica logarítmica acumulativa deberían disponerse a lo largo de una única línea recta. ¿Es así?

La línea trazada en la figura 2 es la línea recta que, hablando estadísticamente, une de mejor manera todos los puntos. El aumento aparentemente fuerte registrado entre 1966 y 1967 debería ignorarse, probablemente como un efecto de números pequeños poco fiable, del tipo que esta representación logarítmica tendería a exagerar. Más arriba, la gráfica no constituye una mala aproximación a una única línea recta, aunque también pueden discernirse pautas menores de superposición. Si se acepta mi interpretación exponencial, lo que aquí tenemos es, sencillamente, una lenta explosión de interés, que se extiende desde 1967 a finales de los 80. Los libros y artículos individuales deberían considerarse síntomas y causas de esta tendencia a largo plazo.

Dicho sea de paso, no hay que pensar que esta pauta de aumento es de algún modo, trivial en el sentido de ser inevitable. Por supuesto que cualquier curva acumulativa aumentaría incluso si el ritmo de citas por año fuese constante. Pero en la escala logarítmica aumentaría a un ritmo constantemente más lento: iría disminuyendo paulatinamente. La línea gruesa de la parte superior de la figura 3 muestra la curva *teórica* que obtendríamos si cada año se produjese un ritmo de citas constante (igual al ritmo medio real de las citas de Hamilton, de aproximadamente 37 citas anuales). Esta *curva* decreciente puede compararse directamente con la línea *recta* observada en la figura 2, que indica un ritmo de aumento exponencial. Tenemos aquí, realmente, un caso de aumento sobre aumento, y no un ritmo de citas constante.

En segundo lugar, uno podría sentirse tentado a pensar que hay algo que, aunque no es inevitable, al menos se espera de manera trivial en relación a un aumento exponencial. No crece exponencialmente el propio ritmo de publicación de artículos científicos, y por

tanto las oportunidades de citar otros artículos? Quizás el tamaño de la comunidad científica crece exponencialmente. Para mostrar que el meme de Hamilton tiene algo especial, lo más fácil es trazar el mismo tipo de gráfica referida a otros artículos. La

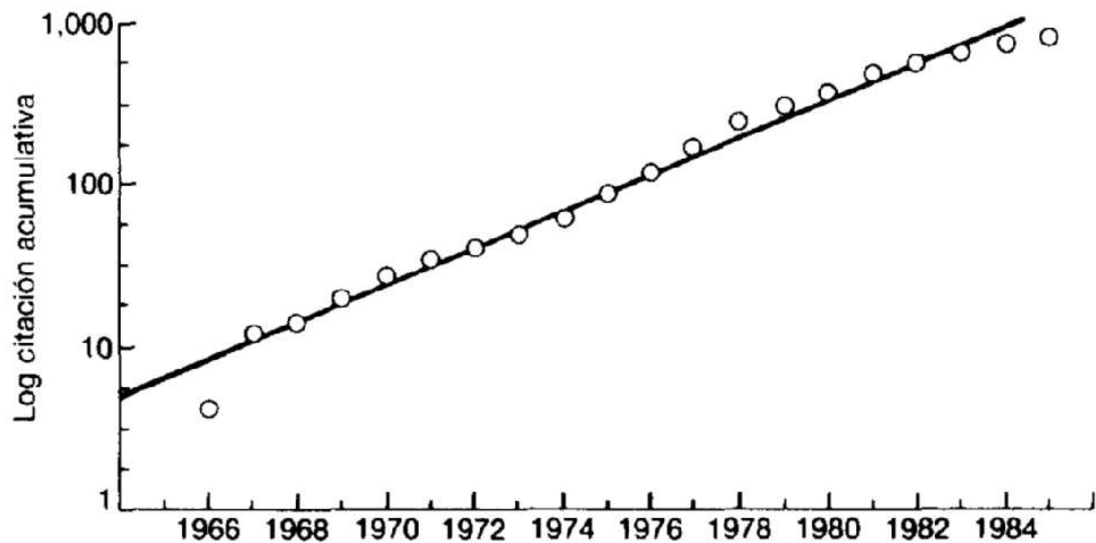


Figura 2. Acumulación logarítmica de citas de Hamilton (1964)

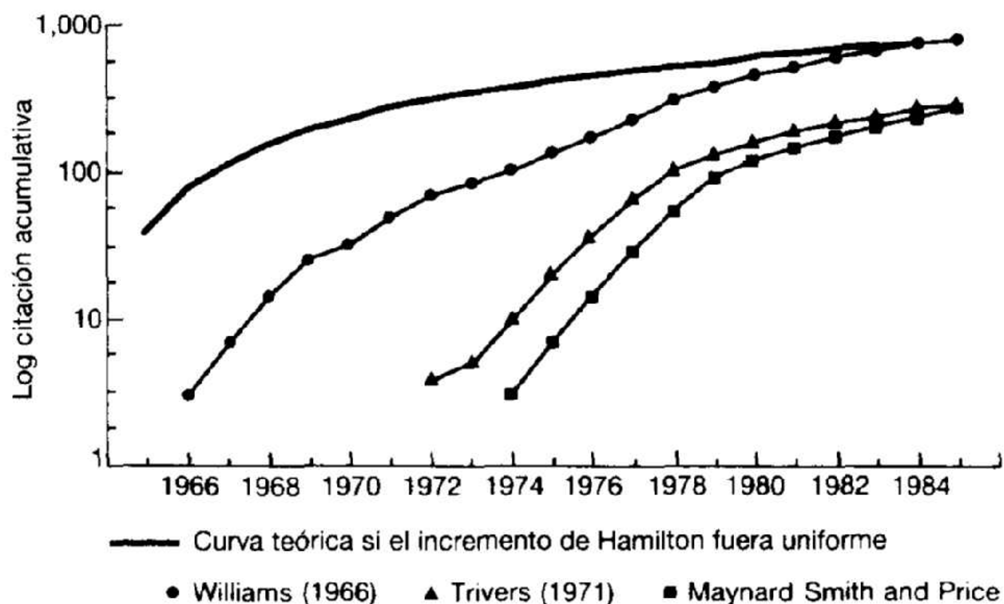


Figura 3. Citas en acumulación logarítmica de tres obras no realizadas por Hamilton, comparadas con la curva «teórica» de las obras de Hamilton (detalles explicados en el texto)

figura 3 también muestra las frecuencias de cita en acumulación logarítmica de otras tres obras (que, dicho sea de paso, también influyeron mucho en la primera edición de este libro). Se trata del libro de 1966 de Williams. *Adaptation and natural selection;* el artículo de 1971 de Trivers sobre el altruismo recíproco; y el artículo de 1973 de Maynard Smith y Price que introduce la idea de EEE. Los tres muestran curvas que parece claro no son

silbarla por las calles. Si es un diseño de zapato femenino, la población memeticista puede utilizar estadísticas de venta de las tiendas de calzado. Algunos memes, como ciertos genes, alcanzan un éxito brillante a corto plazo al expandirse rápidamente, pero no duran mucho en el acervo de memes. Las canciones populares y los tacones puntiagudos son ejemplos de lo anterior. Otros, tales como las leyes religiosas de los judíos, pueden continuar propagándose durante miles de años, normalmente debido a la gran permanencia potencial de los registros escritos.

Lo anteriormente expuesto me lleva a considerar la tercera cualidad general de los replicadores prósperos: la fidelidad de las copias. Debo admitir aquí que me encuentro en un terreno no muy firme. A primera vista parece que los memes no son, en absoluto,

---

exponenciales en todo este período de tiempo. Sin embargo, también en estas obras las tasas anuales de cita están lejos de ser uniformes, y en parte de su curso pueden ser incluso exponenciales. La curva de Williams, por ejemplo, es aproximadamente una línea recta en la escala logarítmica a partir de 1970, lo que sugiere que también entró en una etapa explosiva de influencia. Hasta aquí he representado la influencia de determinados libros en la difusión del meme de Hamilton. No obstante, este pequeño fragmento de análisis mémico tiene un *post scriptum* aparentemente sugestivo. Como en el caso del «Auld Lang Syne» y «Rule Britannia», nos encontramos ante un esclarecedor error mutante. El título correcto del par de artículos de 1964 de Hamilton era «The genetical evolution of social behaviour». Desde mediados a finales de los 70, multitud de publicaciones, entre las que se encuentran la *Sociobiología y El gen egoísta,* lo citaron erróneamente como «The genetical theory of social behaviour». Jon Seger y Paul Harvey han investigado la primera muestra de este meme mutante, pensando que constituiría un buen marcador, una especie de contador radiactivo, para rastrear la influencia científica. Lo remontaron al influyente libro de Wilson *Sociobiología,* publicado en 1975, e incluso encontraron pruebas indirectas de este *pedigree* sugerido. Por mucho que admire el tour de *forcé* de Wilson —desearía que la gente lo leyese más y leyese menos sobre él— siempre se me ponen los pelos de punta ante la idea, totalmente falsa, de que este libro ha influido en el mío. Sin embargo, como también mi libro contenía la cita mutante —el «indicador radioactivo»— empezó a parecer, de un modo alármame, que al menos un meme había viajado de Wilson a mí (!). No habría tenido nada de particular, pues la *Sociobiología* llegó a Inglaterra precisamente cuando yo concluía *El gen egoísta,* en el mismo momento en que debía trabajar en la bibliografía. La masiva bibliografía de Wilson me pareció un regalo de los dioses, que me ahorraba horas de biblioteca. Mi desazón se convirtió en júbilo cuando encontré, por casualidad, una vieja bibliografía estenografiada que entregué a los estudiantes en una conferencia dada en Oxford en 1970. Allí figuraba, tan real como la vida misma, «The genetical *theory* of social behaviour», cinco años antes de la publicación de Wilson. No es posible que Wilson hubiese conocido mi bibliografía de 1970. No había duda: ¡Wilson y yo habíamos introducido independientemente el mismo gen mutante! Cómo puede explicarse esta coincidencia? Una vez más, como en el caso de «Auld Lang Syne», no hay que buscar muy lejos la explicación plausible. El famoso libro de R.A. Fisher se denomina *The genetical theory of natural selection.* Este título se ha convertido hasta tal punto en expresión común entre los biólogos evolucionistas que nos resulta difícil oír las dos primeras palabras sin añadir, automáticamente, la tercera. Sospecho que tanto Wilson como yo hicimos exactamente lo mismo. Es una conclusión feliz para todos los afectados, pues ¡a nadie le importa admitir haber experimentado la influencia de Fisher!

replicadores de alta fidelidad. Cada vez que un científico escucha una idea y la transmite a otro, tiende a cambiarla algo. No he hecho ningún secreto de mi deuda, en el presente libro, a las ideas de R. L. Trivers. Sin embargo no las he repetido según sus propias palabras. Las he tergiversado de acuerdo a mis propósitos, cambiando el énfasis, amalgamándolas con ideas propias o de otra gente. Los memes son transmitidos de una forma alterada. Esto no parece propio de la cualidad particular del «todo o nada» de la transmisión de los genes. Parece como si la transmisión de los memes se vea sometida a una mutación constante, y también a una fusión.

Es posible que esta aparente carencia de particularidad sea ilusoria y que la analogía con los genes no se destruya. Después de todo, si analizamos la herencia de muchos caracteres genéticos tales como la altura o el color de la piel, no parece la obra de genes indivisibles e incombinables. Si se forma una pareja de una persona blanca y una persona negra, sus hijos no resultan blancos o negros sino de color intermedio. Ello no significa que los genes implicados no sean particulares. Es sólo debido a que hay tantos de ellos involucrados en el color de la piel y cada uno de ellos ejerce un efecto tan pequeño, que *parecen* fusionarse. Hasta ahora he hablado de memes como si fuese algo obvio el saber en qué consiste una unidad de meme. Pero, por supuesto, nada más lejos de la verdad. He dicho que una tonada es un meme, pero ¿qué pasa con una sinfonía? ¿Cuántos memes la componen? ¿Es, acaso, cada movimiento un meme, cada frase reconocible de la melodía, cada compás, cada nota, o qué?

Recurriré al mismo truco verbal que empleé en el capítulo III. Dividí, en aquella ocasión, el «complejo genético» en grandes y pequeñas unidades genéticas, y en unidades dentro de las unidades. El «gen» fue definido no de una manera rígida y absoluta, sino como una unidad de conveniencia, una medida de longitud del cromosoma con la suficiente fidelidad en la copia como para servir de unidad viable de selección natural. Si una sola frase de la novena sinfonía de Beethoven, es lo suficientemente característica y notable para ser separada del contexto de la sinfonía total y utilizada como característica de una enloquecedora emisora intrusa europea, luego, hasta este punto, merece ser llamada un meme. Dicho sea de paso, ha contribuido a disminuir materialmente mi capacidad de gozar con la sinfonía original.

De manera similar, cuando aseveramos que hoy día todos los biólogos creen en la teoría de Darwin, no queremos decir con ello que todos los biólogos tienen, grabada en sus cerebros, una copia idéntica de las palabras exactas del propio Charles Darwin. Cada individuo tiene su propia forma de interpretar las ideas de Darwin. Probablemente las aprendió basándose no en los propios escritos de Darwin sino en otros autores más recientes. Mucho de lo que Darwin afirmó está, en detalle, equivocado. Si Darwin leyera el presente libro apenas reconocería en él su teoría original, aun cuando espero que le agradaría la forma en que lo he expresado. Sin embargo, a pesar de todo ello, existe algo, una esencia del darwinismo. que se encuentra presente en la mente de cada individuo que comprende la teoría. Si esto no fuese así, entonces casi cada aseveración expresada por dos personas que concuerdan una con la otra carecería de significado. Una «idea-meme» podría ser definida como una entidad capaz de ser transmitida de un cerebro a otro. El meme de la teoría de Darwin es, por consiguiente, la base esencial de la idea que

comparten todos los cerebros que comprenden dicha teoría. Las *diferencias* en el modo en que la gente representa la teoría no forma, por definición, parte del meme. Si la teoría de Darwin puede ser subdividida en componentes de tal manera que unas personas crean en el componente *A* pero no en el componente *B,* mientras que otras crean en *B* y no en *A,* luego *A* y *B* deberían ser considerados como memes separados o independientes. Si casi todos los que creen en *A* también creen en *B* —si los memes se encuentran estrechamente «unidos» para emplear el término genético—, entonces es conveniente agruparlos como un meme.

Continuemos con la analogía entre los memes y los genes. A través de este libro, he recalcado que no debemos pensar en los genes como agentes conscientes que persiguen un fin determinado. La ciega selección natural, sin embargo, los hace comportarse como si en realidad fuese así, y ha sido conveniente, como si empleásemos signos taquigráficos, referirnos a los genes en el lenguaje de la determinación. Por ejemplo, cuando decimos «los genes intentan aumentar su número en el futuro acervo génico», lo que realmente queremos decir es que «aquellos genes que se comportan de tal manera como para aumentar su número en los futuros acervos génicos tienden a ser los genes cuyos efectos percibimos en el mundo». De la misma manera que hemos considerado conveniente imaginar a los genes como agentes activos, trabajando intencionadamente por su propia supervivencia, quizá sea conveniente imaginar a los memes de igual forma. En ninguno de los dos casos debemos atribuir a ello un sentido místico. En ambos casos la idea de la intención o propósito es sólo una metáfora, pero ya hemos visto lo fructífera que es esta metáfora en el caso de los genes. Incluso hemos empleado términos como «egoísta» y «despiadado» al referirnos a los genes, sin olvidar que es exclusivamente una forma de expresión. ¿Podremos, exactamente con el mismo espíritu, buscar memes egoístas o despiadados?

Existe aquí un problema concerniente a la naturaleza de la competencia. Cuando existe reproducción sexual, cada gen compite particularmente con sus propios alelos, rivales por el mismo encaje cromosomático. Los memes no parecen poseer nada equivalente a los cromosomas, ni nada equivalente a los alelos. Supongo que en un sentido trivial puede decirse que muchas ideas tienen ideas «opuestas». Pero en general los memes se parecen a las primeras moléculas replicadoras, flotando caóticamente libres en el caldo primario, más que a los genes modernos en sus regimientos cromosomáticos nítidamente emparejados. ¿En qué sentido, entonces, compiten los memes unos con otros? ¿Podemos suponer que son «egoístas» o «despiadados» si no tienen alelos? La respuesta es afirmativa, porque existe un sentido en el cual deben comprometerse en un tipo de competencia entre ellos.

Cualquiera que emplee una computadora digital sabe lo precioso que es el espacio del almacenamiento de tiempo y memoria. En muchos grandes centros de computadoras son literalmente calculados en dinero; o cada persona que la utiliza puede emplear una porción de tiempo, medida en segundos, y una porción de espacio, medida en «palabras».

Las computadoras en las cuales viven los memes son los cerebros humanos.[60] Posiblemente el tiempo sea un factor limitador más importante que el espacio de almacenamiento de datos y es objeto de fuerte competencia. El cerebro humano, y el cuerpo que controla, no pueden hacer más de una o pocas cosas a la vez. Si un meme va a dominar la atención de un cerebro humano, debe hacerlo a expensas de memes «rivales».

---

[60] Obviamente, era predecible que también los ordenadores electrónicos sirviesen eventualmente de huésped a pautas de información autorreplicadoras: memes. Los ordenadores están, cada vez más, ligados en complejas redes de información compartida. Muchos de ellos están literalmente conectados para el intercambio de correo electrónico. Otros comparten información cuando sus propietarios se intercambian los diskettes. Es un medio perfecto para que surjan y se difundan programas autorreplicadores. Cuando escribí la primera edición de este libro, era lo suficientemente ingenuo como para pensar que un meme no deseable de ordenador tenía que surgir por un error espontáneo de copia de un programa legal, y lo consideraba un suceso improbable. ¡Ay, qué tiempos aquellos, cuánta inocencia! Las epidemias de «virus» y «gusanos» propalados deliberadamente por programadores maliciosos, son hoy peligros conocidos por los usuarios de todo el mundo. Durante el pasado año, mi propio disco duro se ha infectado, que yo sepa, con dos diferentes epidemias de virus, y ésto constituye una experiencia bastante típica entre los usuarios intensivos de ordenadores. No voy a citar los nombres de virus particulares por temor a dar una pequeña repugnante satisfacción a sus repugnantes y mezquinos creadores. Digo «repugnantes» porque su conducta me parece moralmente idéntica a la de un técnico de un laboratorio de microbiología que, deliberadamente, infecta el agua potable y siembra una epidemia para reírse disimuladamente de la gente que enferma. Digo «mezquinos» porque estas personas poseen una mente mezquina. No tiene nada de particular crear un virus de ordenador. Cualquier programador medianamente competente puede hacerlo, y los programadores medianamente competentes son moneda común en el mundo actual. Yo mismo soy uno de ellos. Ni siquiera me molestaré en explicar cómo actúan los virus de ordenador. Es demasiado evidente. Lo que no es tan fácil es saber cómo combatirlos. Desgraciadamente, algunos programadores muy expertos han tenido que gastar su precioso tiempo en escribir programas detectores de virus, programas de inmunización, etc. (la analogía con la vacuna médica, dicho sea de paso, es sorprendentemente precisa, hasta en la inyección de una «versión debilitada» del virus). El peligro está en que terminará por producirse una carrera de armamentos, en la que cada adelanto en la prevención de un virus irá seguido de contraadelantos en los nuevos programas de virus. Hasta ahora, la mayoría de los programas antivirus están escritos por altruistas y se suministran en calidad de servicio gratuito. Pero yo preveo el resurgir de toda una nueva profesión —que luego se diversificará en especialidades lucrativas como cualquier otra profesión— de «médicos del soporte lógico», que visitarán a domicilio con su maletín lleno de diskettes diagnósticos y curativos. Utilizo el nombre de «médicos», pero los verdaderos médicos resuelven problemas naturales que no han sido creados deliberadamente por la malicia humana. Por otra parte, mis médicos del soporte lógico resolverán, como los abogados, problemas creados por el hombre que nunca debieron haberse producido. En la medida en que los creadores de virus tengan algún motivo discernible, es de suponer que será un vago sentimiento anárquico. Pues bien, yo les digo: ¿realmente quieren abrir el camino a una nueva y opulenta profesión? Si no es así, dejen de jugar a absurdos memes, y utilicen mejor su modesto talento como programadores.

Otros motivos de interés por los cuales los memes compiten son el tiempo dedicado a la radio y la televisión, las vallas anunciadoras, los centímetros de las columnas de los periódicos y el espacio de los estantes de una librería.

En el caso de los genes, vimos en el capítulo III que en el acervo génico pueden surgir complejos de genes coadaptados. Un gran juego de genes relacionados con el mimetismo de las mariposas llegaron a estar estrechamente unidos en el mismo cromosoma, hasta tal punto que pueden ser considerados como un solo gen. En el capítulo V nos encontramos con la idea más sofisticada del juego de genes evolutivamente estable. Dientes, garras, intestinos mutuamente adecuados, así como órganos sensoriales, evolucionaron en el acervo génico de los carnívoros, mientras que un diferente juego de características estables emergió del acervo génico de los herbívoros. ¿Ocurre algo similar en los acervos de memes? ¿Acaso el meme dios se ha asociado con otros memes determinados, de tal manera que dicha asociación ayude a la supervivencia de cada uno de los memes participantes? Quizá podríamos considerar una iglesia organizada, con su arquitectura, sus rituales, leyes, música, arte y tradición escrita, como un juego estable coadaptado de memes que se ayudarían mutuamente?

Para tomar un ejemplo específico, un aspecto de la doctrina que ha sido muy eficaz para reforzar la observancia religiosa, analicemos la amenaza del fuego eterno. Muchos niños y aun algunos adultos creen que sufrirán espantosos tormentos después de la muerte si no obedecen las reglas sacerdotales. Ésta es una técnica de persuasión especialmente desagradable que provocó gran angustia psicológica a través de la Edad Media y aun hoy día. Pero es altamente efectiva. Casi podría haber sido planeada deliberadamente por un clero maquiavélico entrenado en técnicas de profundo adoctrinamiento psicológico. Sin embargo, dudo que los sacerdotes fueran tan astutos. Es mucho más probable que memes inconscientes asegurasen su propia supervivencia en virtud de aquellas mismas cualidades de seudocrueldad que despliegan los genes que logran éxito. La idea del fuego infernal es, simplemente, *autoperpetuadora,* debido a su profundo impacto psicológico. Se ha unido al meme dios, ya que se refuerzan mutuamente y cooperan a la supervivencia mutua en el acervo de memes.

Otro miembro del complejo religioso de memes se denomina fe. Significa confiar ciegamente, en ausencia de pruebas, aun frente a evidencias. Se narra la historia del incrédulo Tomás, no para que admiremos a Tomás sino para que admiremos a los otros apóstoles por comparación. Tomás pedía pruebas. Nada es más letal para ciertos tipos de memes que una tendencia a buscar evidencias. Los otros apóstoles, cuya fe era tan fuerte que no necesitaban pruebas, nos son presentados como merecedores de nuestra imitación. El meme para una fe ciega asegura su propia perpetuación por el simple e inconsciente recurso de desalentar una investigación racional.

La fe ciega puede justificar cualquier cosa.[61] Si un hombre cree en un dios diferente, o aun si emplea un ritual distinto para adorar al mismo dios, la fe ciega puede

[61] He tenido el predecible aluvión de cartas de víctimas de la fe, protestando por mis críticas a ésta. La fe es un lavado de cerebro tan exitoso y autoperpetuador, sobre todo en los niños, que es difícil de desarraigar. Pero, después de todo, ¿qué es la fe? Es un estado

decretar que debe morir: en la cruz, en la pira, atravesado por la espada de un cruzado, de un balazo en una calle de Beirut o por el estallido de una bomba en un bar de Belfast. Los memes para la fe ciega tienen sus propios y despiadados medios para propagarse. Esto es así, ya se trate de fe ciega patriótica o política, así como religiosa.

Los memes y los genes a menudo se refuerzan unos a otros, pero en ocasiones entran en contradicción. Por ejemplo, el hábito del celibato presumiblemente no se hereda genéticamente. Un gen para el celibato está condenado al fracaso en un acervo génico, excepto en condiciones muy especiales tales como las que concurren en los insectos gregarios. Pero, aun así, un *meme* para el celibato puede tener mucho éxito en el acervo de memes. Por ejemplo, supongamos que el éxito de un meme depende críticamente de cuánto tiempo transcurre en ser transmitido activamente a otra gente. Cualquier tiempo empleado en hacer otras cosas que intentar dicho meme puede ser considerado como tiempo perdido desde el punto de vista del meme. El meme para el celibato es transmitido por los sacerdotes a los muchachos jóvenes que aún no han

---

mental que lleva a la gente a creer en algo —no importa qué— en ausencia total de evidencia que lo apoye. Si hubiese una buena evidencia de apoyo, la fe sería superflua, pues la evidencia nos haría creer en ello de todos modos. Esto es lo que hace absurda la tan repetida idea de que «la propia evolución es cuestión de fe». La gente cree en la evolución no porque desee creer arbitrariamente en ella, sino por la abrumadora evidencia pública que la apoya.

He afirmado que la fe cree «no importa qué», lo que sugiere que la gente tiene fe en cosas totalmente estúpidas y arbitrarias, como el monje eléctrico de la deliciosa *Dirk Gently's Holistic Detective Agency* de Douglas Adams. Fue deliberadamente creado para creer por uno, y tuvo mucho éxito en ello. El día que le conocimos creía, inamoviblemente, contra toda evidencia, que todo en el mundo es de color rosa. No quiero decir que las cosas en las que tiene fe una determinada persona sean necesariamente idiotas. Pueden serlo o no. La cuestión es que no hay forma de decidir si lo son o no, y no hay forma de preferir uno u otro artículo de fe, porque se descarta explícitamente toda evidencia. En realidad, el hecho de que la fe no precise evidencia alguna se considera como su gran virtud; ésta era la razón de que citase al Incrédulo Tomás, el único miembro realmente admirable de los doce apóstoles.

La fe no puede mover montañas (aunque se haya dicho solemnemente lo contrario a generaciones de niños, que se lo han creído). Pero es capaz de llevar a la gente a cometer locuras tan peligrosas que creo que puede considerarse como una especie de enfermedad mental. Hace creer a la gente tan intensamente cualquier cosa, que en los casos extremos muchas personas están dispuestas a matar y morir por ella sin necesidad de justificación ulterior. Keith Johnson ha acuñado el término de «memeoides» para designar a las «víctimas que han sido ocupadas por un meme hasta el punto de que deja de importarles su propia supervivencia [...] En los informativos vespertinos se ve a centenares de personas de este tipo en lugares como Belfast o Beirut.» La fe es lo suficientemente poderosa como para inmunizar a la gente contra toda llamada a la piedad, al perdón y a sentimientos humanos decentes. Incluso les inmuniza contra el miedo, si creen sinceramente que morir como mártires les llevará directamente al cielo. ¡Menuda arma! La fe religiosa merece un capítulo propio en los anales de la tecnología militar, en pie de igualdad con el arco, el caballo, el tanque y la bomba de hidrógeno.

decidido lo que quieren hacer de su vida. El medio de transmisión es la influencia humana de diversos tipos, ya sea la palabra escrita y hablada, el ejemplo personal, etc. Supongamos, con el fin de seguir con nuestro argumento, que suceda el caso de que el matrimonio debilite el poder que posee un sacerdote para influir sobre su grey, digamos porque absorbe una gran parte de su tiempo y atención. Ésta ha sido, en realidad, dada como una razón oficial para imponer el celibato a los sacerdotes. Si tal fuese el caso, se deduciría que el meme para el celibato podría tener un valor de supervivencia mayor que el meme para el matrimonio. Por supuesto, exactamente lo opuesto sería lo cierto para un *gen* para el celibato. Si un sacerdote es una máquina de supervivencia para los memes, el celibato es un atributo útil para ser establecido dentro de él. El celibato es sólo una parte menor dentro de un gran complejo de memes religiosos de ayuda mutua.

Supongo que los complejos de memes coadaptados evolucionan de la misma manera que los complejos de genes coadaptados. La selección favorece a los memes que explotan su medio cultural para su propia ventaja. Este medio cultural consiste en otros memes que también están siendo seleccionados. El acervo de memes, por lo tanto, llega a poseer los atributos de un estado evolutivamente estable que los nuevos memes encuentran difícil de invadir.

Me he mostrado algo negativo en cuanto a los memes se refiere, pero ellos también tienen su lado alegre. Cuando morimos, hay dos cosas que podemos dejar tras nuestro: los genes y los memes. Fuimos construidos como máquinas de genes, creados para transmitir nuestros genes. Pero tal aspecto nuestro será olvidado al cabo de tres generaciones. Tu hijo, aun tu nieto, pueden parecerse a ti, quizás en los rasgos faciales, en talento para la música, en el color del cabello. Pero a medida que pasan las generaciones la contribución de tus genes es dividida en dos. No pasa mucho tiempo sin que alcance proporciones insignificantes. Nuestros genes pueden ser inmortales, pero la *colección* de genes que forma a cada uno de nosotros está destinada a desintegrarse hasta desaparecer. Isabel II es una descendiente directa de Guillermo el Conquistador. Sin embargo, es bastante probable que no lleve ni uno solo de los genes del antiguo rey. No debemos buscar la inmortalidad en la reproducción.

Pero si contribuyes al mundo de la cultura, si tienes una buena idea, compones una melodía, inventas una bujía, escribes un poema, cualquiera de estas cosas puede continuar viviendo, intacta, mucho después que tus genes se hayan disuelto en el acervo común. Sócrates puede o no tener uno o dos genes vivos en el mundo actual, como lo señaló G. C. Williams, pero ¿a quién le importa? En cambio, los complejos de memes de Sócrates, Leonardo, Copérnico y Marconi todavía son poderosos.

No importa lo especulativo que pueda ser mi desarrollo de la teoría de los memes, existe un punto importante que me gustaría recalcar de nuevo. Y es que cuando consideramos la evolución de los rasgos culturales y su valor de supervivencia debemos tener en claro de qué supervivencia estamos hablando. Los biólogos, como hemos visto, están acostumbrados a buscar las ventajas a nivel de genes (o de individuos, o de grupos o a nivel de las especies, según el gusto). Lo que no hemos considerado previamente es que una característica cultural puede haber evolucionado de la manera que lo ha hecho simplemente porque es *ventajoso para ella misma.*

No debemos buscar valores de supervivencia biológica convencionales de características tales como la religión, la música, y las danzas rituales, aunque también pueden estar presentes. Una vez que los genes han dotado a sus máquinas de supervivencia con cerebros que son capaces de rápidas imitaciones, los memes automáticamente se harán cargo de la situación. Ni siquiera debemos postular una ventaja genética en la imitación, aunque ciertamente ello ayudaría. Sólo es necesario que el cerebro sea *capaz* de imitar: evolucionarán memes que explotarán tal capacidad en toda su extensión.

Cierro ahora este tema de los nuevos replicadores, y finalizo el presente capítulo con un comentario de moderada esperanza. El único rasgo del hombre que puede o no haber evolucionado mémicamente es su capacidad de previsión consciente. Los genes egoístas (y, si ustedes admiten las especulaciones de este capítulo, diremos que los memes también) carecen de tal visión del futuro. Son replicadores inconscientes y ciegos. El hecho de que se reproduzcan, junto con ciertas condiciones dadas, significa, de buen o mal grado, que tenderán hacia la evolución de las cualidades que, en el sentido especial planteado en este libro, pueden ser calificadas como egoístas. De un simple replicador, ya sea un gen o un meme, no puede esperarse que desperdicie una ventaja egoísta a corto plazo, aun cuando le compensara, a largo plazo, hacerlo así. Ya analizamos este punto en el capítulo dedicado a la agresión. Aun cuando una «conspiración de palomas» sería mejor para *cada individuo considerado como tal* que la estrategia evolutivamente estable, la selección natural favorecerá a esta última.

Es posible que otra cualidad única del hombre sea su capacidad para un altruismo verdadero, genuino y desinteresado. Lo espero, aun cuando no voy a discutir el caso asumiendo una u otra posición ni a especular sobre su posible evolución mémica. El punto que deseo subrayar es el siguiente: aun si nos ponemos pesimistas y asumimos que el hombre es fundamentalmente egoísta, nuestra previsión consciente —nuestra capacidad de simular el futuro en nuestra imaginación— nos podría salvar de los peores excesos egoístas de los ciegos replicadores. Contamos, al menos, con el equipo mental para fomentar nuestros intereses egoístas considerados a largo plazo, en vez de favorecer solamente nuestros intereses egoístas inmediatos. Podemos apreciar los beneficios que a la larga nos reportaría el participar en «una conspiración de palomas», y podemos sentarnos juntos a discutir medios para lograr que tal conspiración funcione. Tenemos el poder de desafiar a los genes egoístas de nuestro nacimiento y, si es necesario, a los memes egoístas de nuestro adoctrinamiento. Incluso podemos discurrir medios para cultivar y fomentar deliberadamente un altruismo puro y desinteresado: algo que no tiene lugar en la naturaleza, algo que nunca ha existido en toda la historia del mundo. Somos construidos como máquinas de genes y educados como máquinas de memes, pero tenemos el poder de rebelarnos contra nuestros creadores. Nosotros, sólo nosotros en la Tierra, podemos rebelarnos contra la tiranía de los replicadores egoístas.[62]

---

[62] El tono optimista de mi conclusión ha suscitado muestras de escepticismo entre los críticos, que lo consideran incongruente con el resto de mi libro. En algunos casos, la crítica procede de sociobiólogos doctrinarios celosos protectores de la importancia de la influencia

genética. En otros, de un grupo paradójicamente opuesto: los sumos sacerdotes de la izquierda, celosos protectores de su icono demonológico favorito. Rose, Kamin y Lewontin, en *Not in our genes* tienen un duende privado denominado «reduccionismo»; y los mejores reduccionistas se supone que son «deterministas», preferiblemente «deterministas genéticos».

Para los reduccionistas, los cerebros son determinados objetos biológicos cuyas propiedades producen las conductas que observamos y los estados de pensamiento o intención que inferimos de dichas conductas [...] Esta posición está, o debe estar, en total armonía con los principios de la sociobiología enunciados por Wilson y Dawkins. Sin embargo, adoptarla les involucraría en el dilema de defender primero el carácter innato de gran parte de la conducta humana, algo que, siendo como son liberales, encuentran obviamente poco atractivo (rencor, adoctrinamiento, etc.), y enzarzarse luego en las preocupaciones éticas liberales acerca de la responsabilidad por las acciones criminales, si es que éstas, como todos los demás actos, están determinados biológicamente. Para evitar este problema, Wilson y Dawkins invocan un libre arbitrio que nos permite ir contra los dictados de nuestros genes si así lo deseamos... Esto constituye esencialmente el regreso a un cartesianismo integral, a un *deus ex machina* dualista. *Creo* que Rose y sus colaboradores nos están acusando de querer guardar el pastel y comerlo. O bien debemos ser «deterministas genéticos» o creer en el «libre arbitrio»; no se puede creer en ambas cosas. Pero —y aquí creo hablar por el profesor Wilson además de por mí mismo— somos «deterministas genéticos» sólo a los ojos de Rose y sus colaboradores. Lo que éstos no comprenden (al parecer, aunque resulta difícil de creer) es que es perfectamente posible decir que los genes ejercen una influencia estadística en la conducta humana y, al mismo tiempo, creer que dicha influencia puede modificarse, anularse o invertirse por obra de otras influencias. Los genes deben ejercer una influencia estadística en cualquier pauta de conducta que surja por selección natural. Presumiblemente, Rose y sus colaboradores están de acuerdo en que el deseo sexual humano se ha desarrollado por selección natural, en el mismo sentido en que todo se ha desarrollado por selección natural. Por lo tanto, tienen que estar de acuerdo en que ha habido genes que han influido en el deseo sexual —en el mismo sentido en que los genes han influido en todo. Pero es de suponer que no tienen problemas en contener sus deseos sexuales cuando es socialmente necesario hacerlo. ¿Qué hay de dualista en esto? Obviamente, nada. Y no es más dualista que yo defienda rebelarme «contra la tiranía de los reproductores egoístas». Nosotros, es decir nuestros cerebros, estamos lo suficientemente separados e independientes de nuestros genes como para rebelarnos contra ellos. Como ya he dicho, lo hacemos en cierta medida cada vez que utilizamos medidas anticonceptivas. No hay razón para que no nos rebelemos también de forma más general.

XII. LOS BUENOS CHICOS ACABAN PRIMERO

En la jerga del béisbol se dice que «los buenos chicos acaban los últimos». El biólogo Garret Hardin utilizó esta expresión, modificada, para resumir el mensaje de lo que él denominó «sociobiología» o «condición de gen egoísta». Resulta fácil ver que cuadra perfectamente. Si traducimos esta frase coloquial al lenguaje darwiniano, el buen chico es un individuo que ayuda a otros miembros de su misma especie, a sus propias expensas, para que sus genes pasen a la siguiente generación. Los buenos chicos, por consiguiente, parecen destinados a disminuir en número: la bondad muere de la muerte darwiniana. Pero hay otra interpretación, técnica, para el término «bueno». Si adoptamos esa definición, que no se aleja mucho de su sentido coloquial, entonces los buenos chicos pueden acabar *primero.* Esta conclusión, más optimista, es el tema del presente capítulo.

Recordemos los «rencorosos» del capítulo X. Eran pájaros que ayudaban a otros de modo aparentemente altruista, pero que se negaban a ayudar — sentían rencor contra ellos — a los individuos que con anterioridad les habían negado ayuda. *Los* rencorosos acababan dominando en la población debido a que transmitían más genes a las generaciones futuras que los incautos (que ayudaban indiscriminadamente a los demás y eran explotados) o que los tramposos (que intentaban invariablemente explotar a todo el mundo y que acababan estafándose entre sí). La historia de los rencorosos servía para ilustrar un principio general importante, que Robert Trivers llamó el «altruismo recíproco». Tal como vimos en el ejemplo de los peces limpiadores el altruismo recíproco no se limita a miembros de una misma especie. Actúa en todas las relaciones simbióticas; por ejemplo cuando las hormigas cuidan sus «rebaños» de pulgones. Desde que se escribió el capítulo X, el politicólogo estadounidense Robert Axelrod (trabajando en parte en colaboración con W. D. Hamilton, cuyo nombre ha aparecido en muchas de las páginas de este libro) ha concebido la idea del altruismo recíproco en una apasionante serie de nuevas direcciones. Fue Axelrod quien acuñó el significado técnico de la palabra «bueno» a la que me refería en el párrafo inicial.

Axelrod, como muchos politicólogos, economistas, matemáticos y psicólogos se sentía fascinado por un juego de azar llamado el Dilema del Prisionero. Es tan sencillo que he conocido a hombres inteligentes que lo han interpretado mal de principio a fin, convencidos de que debía haber oculto mucho más. Pero su simplicidad es engañosa. En las bibliotecas hay estanterías enteras dedicadas a las ramificaciones de este seductor juego. Mucha gente prestigiosa cree que contiene la clave de los planes de defensa estratégica y que deberíamos estudiarlo para prevenir una tercera guerra mundial. Como biólogo, estoy de acuerdo con Axelrod y Hamilton en que muchos animales salvajes y plantas silvestres se encuentran inmersos en interminables partidas del Dilema del Prisionero, jugándolas en tiempo evolutivo.

En su versión humana original, el modo de jugarlo es el siguiente. Hay una «banca» que adjudica y paga beneficios a los dos jugadores. Supongamos que estoy jugando

contra usted (aunque como veremos en «contra» es, precisamente, como no debemos estar). Sólo hay dos cartas en cada mano, etiquetadas como COOPERAR y DESERTAR. Para jugar, cada uno elegimos una de nuestras cartas y la dejamos boca abajo sobre la mesa. Se coloca así para que ninguno nos veamos influenciados por la jugada del otro: en efecto, jugamos simultáneamente. Esperamos en suspenso a que la banca de la vuelta a las cartas. El suspenso se debe a que nuestras ganancias no dependen exactamente de la carta que hayamos jugado (que conocemos) sino también de la del otro (que desconocemos hasta que la banca la descubre).

Al haber 2x2 cartas, existen cuatro posibles resultados. Nuestras ganancias son las siguientes para cada uno (calculadas en dólares como deferencia al origen estadounidense del juego):

Resultado I: los dos hemos jugado COOPERAR. La banca nos paga a cada uno 300 dólares. Esta respetable suma recibe el nombre de Recompensa por la mutua cooperación.

Resultado II: los dos hemos jugado DESERTAR. La banca nos multa a cada uno con 10 dólares. Esto se llama Multa por deserción mutua.

Resultado III: usted ha jugado COOPERAR y yo DESERTAR. La banca me paga 500 dólares (la Tentación de desertar) y le multa a usted (el Incauto) con 100 dólares.

Resultado IV: usted ha jugado DESERTAR y yo he jugado COOPERAR. La banca le paga a usted la tasa de Tentación de 500 dólares y me multa a mí, el Incauto, con 100 dólares.

Es evidente que los resultados III y IV son imágenes especulares uno de otro: a un jugador le va muy bien y al otro muy mal. En los resultados I y II a los dos nos va por igual, pero I es mejor para los dos que II. No importan las cantidades exactas de dinero. Tampoco importa cuántas son positivas (pagos) o cuántas, si es que las hay, negativas (multas). Lo que importa para calificar el juego como un auténtico Dilema del Prisionero es su orden de rangos. La Tentación para desertar debe ser mejor que la Recompensa por cooperación mutua, que debe ser mejor que la Multa por deserción mutua, que debe ser mejor que la ganancia del Incauto (hablando en sentido estricto hay otra condición para calificar al juego de auténtico Dilema del Prisionero: la media de las ganancias por Tentación y por Incauto no debe exceder la Recompensa. La razón de esta condición adicional aparecerá más adelante). Los cuatro resultados se resumen en la matriz de ganancias de la figura A.

Bien, pero ¿por qué «dilema»? Para averiguarlo, contemplemos la matriz de ganancias e imaginemos las ideas que pueden pasar por mi cabeza cuando juego contra usted. Sé que sólo hay dos cartas con las que puede jugar, COOPERAR y DESERTAR. Considerémoslas por orden. Si ha jugado DESERTAR (esto significa que hemos de mirar a la columna de la derecha), la mejor carta a la que yo podría haber jugado sería también DESERTAR. He de admitir que he sufrido el castigo de la deserción mutua, pero si hubiera cooperado, habría obtenido la multa del Incauto, que es peor. Volvamos ahora a

		Qué haces	
		Cooperar	**Desertar**
Qué hago	**Cooperar**	Bastante bien **RECOMPENSA** (por cooperación mutua) ej.$300	Muy mal **PAGO DEL INCAUTO** ej. $100 multa
	Desertar	Muy bien **TENTACIÓN** (de desertar) ej.$500	Bastante mal **CASTIGO** (por deserción mutua) ej. $10 multa

FIGURA A. Pagos de varios resultados del juego del Dilema del Prisionero

la otra cosa que usted podría haber hecho (miremos a la columna de la izquierda), jugar la carta de COOPERAR. De nuevo, DESERTAR es lo mejor que podría haber hecho. Si he cooperado, los dos habríamos obtenido la puntuación de 300 dólares. Pero si hubiera desertado, habría obtenido todavía más —500 dólares. La conclusión es que, sea cual sea la carta que usted juegue, mi mejor partida es *Siempre Desertar*.

He deducido así, mediante una lógica impecable, que haga usted lo que haga yo tengo que desertar. Y usted, con no menos impecable lógica, llegará exactamente a la misma conclusión. Así, cuando dos jugadores racionales se encuentran, los dos desertarán y ambos acabarán con una multa o unas ganancias bajas. Aun así, cada uno sabe perfectamente que si *ambos* hubieran jugado COOPERAR, ambos habrían obtenido una recompensa relativamente elevada por su mutua cooperación (300 dólares en nuestro ejemplo). Este es el motivo por el que al juego se le llama un dilema, por qué parece tan terriblemente paradójico y por qué se ha dicho que tendría que haber una ley contra él.

«Prisionero» viene de un ejemplo imaginario particular. La moneda, es este caso, no es dinero, sino sentencias de cárcel. Dos hombres —llamémosles Peterson y Moriarty — están en prisión sospechosos de colaborar en un delito. Cada uno de los prisioneros, en su celda aislada, es invitado a traicionar a su colega (DESERTAR) convirtiéndose en un arrepentido. Lo que sucede depende de lo que hagan ambos prisioneros, y ninguno sabe lo que ha hecho el otro. Si Peterson echa la culpa a Moriarty y éste hace que la historia parezca verosímil permaneciendo en silencio (cooperando con su antiguo y, ahora, traicionero amigo), a Moriarty se le impondrá una larga condena de cárcel, mientras que Peterson quedará libre, tras sucumbir la Tentación de desertar. Si cada uno traiciona al otro, ambos son convictos del delito, pero reciben un cierto crédito y se les aplica una sentencia, rígida, pero más reducida, la Multa por mutua deserción. Si ambos cooperan (entre sí, no con las autoridades) negándose a hablar, no hay suficientes pruebas para condenarles por el delito principal y se les impone una sentencia más baja por un delito menor, la Recompensa por la mutua cooperación. Aunque pueda parecer absurdo llamar «recompensa» a una pena de cárcel, es así como lo verían los hombres si la alternativa fuera pasarse un largo período entre rejas. Se dará cuenta de que aunque las «ganancias»

no son dólares, sino sentencias de cárcel, las características esenciales del juego se mantienen (observe el orden de rangos de apetencia de los cuatro resultados). Si se coloca usted en el puesto de cada uno de los prisioneros, suponiendo que ambos están motivados por el propio interés racional y recordando que no pueden hablarse entre sí para pactar, verá que la única elección que tienen ambos es acusarse mutuamente, resultando así condenados a una pesada sentencia.

¿Hay alguna manera de salir del dilema? Ambos jugadores saben que cualquier cosa que haga su oponente, ellos no pueden hacer más que DESERTAR, aunque saben que sólo si *ambos* hubieran cooperado, les habría ido mejor *a los dos*. Si sólo... si sólo... si sólo pudieran encontrar el modo de llegar a un acuerdo, de garantizarse cada jugador que el otro no le va a dejar en la estacada, de algún tipo de política de pacto.

En un juego tan simple como el Dilema del Prisionero no hay manera de garantizar la confianza. A menos que uno de los jugadores sea realmente un bendito incauto, demasiado bueno para el mundo, el juego está predestinado a finalizar en mutua deserción, con su resultado paradójicamente malo para ambos jugadores. Pero hay otra versión del juego. Se llama el Dilema del Prisionero «Repetido». Es más complicado y en su complicación está la esperanza.

El juego repetido es, simplemente, el normal que se repite un número indefinido de veces con los mismos jugadores. De nuevo nos enfrentamos usted y yo, con la banca sentada entre nosotros. De nuevo jugamos una mano de sólo dos cartas, etiquetadas COOPERAR y DESERTAR. De nuevo jugamos en cada juego una u otra de esas cartas y la banca paga o pone multas según las reglas citadas anteriormente. Pero ahora, el juego no termina aquí. Tomamos nuestras cartas y nos disponemos para otra partida. Las sucesivas partidas del mismo juego nos dan la oportunidad de confiar o desconfiar, de intercambiar o aplacar, de olvidar o vengar. En un juego indefinidamente largo, cuyo aspecto importante es que ambos podemos ganar a expensas de la banca más que a expensas uno del otro.

Después de diez partidas, teóricamente yo podría haber ganado 5.000 dólares, pero sólo si ha sido usted extraordinariamente tonto (o santurrón) y ha jugado COOPERAR todas las veces, a pesar de que yo estuviese desertando. De manera más realista es fácil para cada uno de nosotros sacar hasta 3.000 dólares del dinero de la banca jugando ambos COOPERAR en las diez partidas. Para ello no es necesario ser especialmente santos, porque podemos ver por las partidas del otro que se puede confiar en él. En efecto, podemos vigilar la conducta del otro. Otra cosa con muchas probabilidades de suceder es que ninguno de nosotros confíe en el otro: los dos jugaremos a DESERTAR durante las diez partidas y la banca obtendrá 100 dólares por multas de cada uno de nosotros. Pero lo más probable es que confiemos parcialmente el uno en el otro, y que cada uno juguemos una secuencia mixta de COOPERAR y DESERTAR, acabando con una suma intermedia de dinero.

Los pájaros del capítulo X, que se limpiaban mutuamente el plumaje para librarlo de ácaros, estaban jugando la versión repetida del Dilema del Prisionero. ¿Cómo es esto? Como se recordará, para un pájaro es importante eliminar sus ácaros, pero no puede alcanzar la parte superior de su propia cabeza y necesita un compañero que lo haga por

él. Pero este servicio le cuesta al pájaro tiempo y energía, aunque no demasiado. Si uno consigue lo mismo con engaños —deshacerse del parásito, pero negándose a la reciprocidad— obtendrá todos los beneficios sin pagar ningún coste. Ordene los resultados y verá realmente que tenemos un auténtico juego del Dilema del Prisionero. Está muy bien cooperar (quitarse mutuamente los ácaros), pero sigue existiendo la tentación de hacerlo todavía mejor negándose a pagar los costes de la reciprocidad. La deserción mutua (la negativa a desparasitarse) está mal, pero no tanto como esforzarse en quitar al otro los ácaros y acabar uno infestado de ellos. La matriz de ganancias es la figura B.

		Qué haces: Cooperar	Qué haces: Desertar
Qué hago	Cooperar	Bastante bien **RECOMPENSA** (Yo consigo quitarme mis ácaros, aunque también pago los costes de quitarte los tuyos.)	Muy mal **PAGO DEL INCAUTO** Yo conservo mis ácaros, mientras también pago los costes de quitarte los tuyos.
	Desertar	Muy bien **TENTACIÓN** Yo consigo quitarme mis ácaros y no pago los costes de quitarte los tuyos.	Bastante mal **CASTIGO** Yo conservo mis ácaros, pero con la pequeña consolación de no quitarte los tuyos.

FIGURA B. El juego de quitar los ácaros del pájaro: pagos de varios resultados

Pero esto es sólo un ejemplo. Cuanto más lo piense más cuenta se dará que la vida está llena de juegos del Dilema del Prisionero repetido, no sólo en lo que respecta a la vida humana, sino también a la animal y la vegetal. ¿Vida vegetal? Sí, ¿por qué no? Hay que recordar que no estamos hablando de estrategias conscientes (aunque a veces puedan serlo) sino de estrategias en el sentido de «Maynard Smith», del tipo de las que los genes pueden preprogramar. Más adelante encontraremos plantas, animales diversos e incluso bacterias que participan en ese mismo juego. Mientras tanto, exploremos más ampliamente qué es lo importante de la repetición.

A diferencia de la versión simple, bastante predecible por cuanto que DESERTAR es la única estrategia racional, la versión repetida ofrece multitud de enfoques estratégicos. En el juego sencillo sólo hay dos posibles estrategias, COOPERAR y DESERTAR. Sin embargo, la repetición permite infinidad de estrategias concebibles y en modo alguno resulta evidente cuál es la mejor. La siguiente, por ejemplo, sólo es una entre miles: «cooperar la mayor parte del tiempo, pero más *o* menos en el 10% de las

partidas desertar». Las estrategias también están condicionadas según el historial del juego. Mi «rencoroso» es un ejemplo de ello; tiene una buena memoria para los hechos y, aunque fundamentalmente es cooperador, deserta si el otro jugador lo ha hecho alguna vez. Otra estrategia puede ser más clemente y tener peor memoria a más corto plazo.

Es evidente que las estrategias disponibles en el juego repetido sólo están limitadas por nuestra ingenuidad. ¿Podemos averiguar qué es lo mejor? Esta fue la misión que se propuso el propio Axelrod. Tuvo la interesante idea de organizar una competición y solicitó en un anuncio que expertos en teorías de juegos le presentaran estrategias. En este sentido, las estrategias son reglas preprogramadas para la acción, por lo que los que contestaban debían enviar sus propuestas en lenguaje de ordenador. Se presentaron catorce estrategias. Por añadidura, Axelrod incorporó una decimoquinta, llamada Aleatoria, que simplemente jugaba COOPERAR y DESERTAR al azar y que servía como una especie de línea de base «sin estrategia»: si una estrategia no puede ser mejor que Aleatoria, debe ser bastante mala.

Axelrod tradujo las 15 estrategias a un lenguaje de programación común y las comparó en una computadora de gran capacidad. Cada una de ellas fue enfrentada a otra (incluyendo una copia de sí misma) para jugar el Dilema del Prisionero Repetido. Puesto que había 15 estrategias, había 15 x 15, o sea, 225 juegos distintos en la computadora. Cuando cada etapa de comparación pasó por 200 partidas, se totalizaron las ganancias y se proclamó el vencedor.

No nos interesa saber con qué estrategia se ganó contra un oponente determinado. Lo que importa es qué estrategia acumuló la mayor cantidad de «dinero» después de sumar los 15 emparejamientos. «Dinero» significa simplemente «puntos», concedidos conforme al siguiente esquema: Cooperación mutua, 3 puntos; Tentación de desertar, 5 puntos; Multa por deserción mutua, 1 punto (equivalente a una pena leve en nuestro primer juego); ganancia del Incauto, O puntos (equivalente a una pena dura en ese mismo ejemplo).

		Qué haces	
		Cooperar	**Desertar**
Qué hago	**Cooperar**	Bastante bien **RECOMPENSA** (por cooperación mutua) **3 puntos**	Muy mal **PAGO DEL INCAUTO** **0 puntos**
	Desertar	Muy bien **TENTACIÓN** (de desertar) **5 puntos**	Bastante mal **CASTIGO** (por deserción mutua) **1 punto**

FIGURA C. Competición de Axelrod en lenguaje de ordenador: pagos de varios resultados

La máxima puntuación posible con cualquiera de las estrategias era de 15.000 (200 partidas a 5 puntos por partida, para cada uno de los 15 oponentes). La mínima puntuación posible era 0. No es necesario decir que no se llegó a ninguno de estos dos extremos. Lo más que una estrategia puede esperar conseguir de un modo realista con cualquiera de sus 15 oponentes promedio no puede ser mucho más de 600 puntos. Esto es lo que recibirían cada uno de los dos jugadores si cooperaran de modo permanente, anotando 3 puntos por cada una de las 200 partidas del juego. Si uno de ellos sucumbe a la tentación de desertar, es probable que acabe con menos de 600 puntos por la represalia del otro jugador (la mayoría de las estrategias presentadas llevaban incorporado algún tipo de conducta vengativa). Podemos usar 600 como cota para un juego y expresar todas las puntuaciones como un porcentaje de esta cantidad. En esta escala es teóricamente posible alcanzar hasta un 166% (1.000 puntos), pero en la práctica no hubo ninguna estrategia cuya puntuación media superara los 600.

Recuerde que los «jugadores» del torneo no eran seres humanos, sino programas de ordenador, estrategias preprogramadas. Sus autores humanos desempeñaban el papel de genes programando cuerpos (piense en el juego de ajedrez programado y en la computadora de Andromeda del capítulo IV). Puede considerar las estrategias como «sustitutos» en miniatura de sus autores. Por supuesto que cada autor podría haber presentado más de una estrategia, aunque habría sido un engaño —y presumiblemente Axelrod no lo habría permitido— que un autor «copara» la competición con estrategias, una de las cuales tuviera la ventaja de una cooperación sacrificada.

Se presentaron algunas estrategias ingeniosas, aunque mucho menos que sus autores. Hay que poner de relieve que la ganadora fue la más simple de todas y, aparentemente, la menos ingeniosa. Se llamaba Donde las Dan las Toman y la envió el profesor Anatol Rapoport, conocido psicólogo y teórico del juego de Toronto. Donde las Dan las Toman comienza cooperando en la primera partida y después, simplemente, copia el movimiento previo del otro jugador.

¿Cómo funcionaría un juego con Donde las Dan las Toman? Como siempre, todo depende del otro jugador. Supongamos primero que éste es también uno de Donde las Dan las Toman (recuerde que cada una de las estrategias jugaba también contra una copia de sí misma, además de contra las otras 14). Los dos Donde las Dan las Toman comenzarían cooperando. En la siguiente partida, cada uno de los jugadores copiaría el movimiento previo del otro, que es COOPERAR. Entonces ambos continuarían con COOPERAR hasta el final del juego y obtendrían una «cota» del 100%, es decir, 600 puntos.

Supongamos ahora que Donde las Dan las Toman juega contra una estrategia llamada Cándido Probador. En realidad, Cándido Probador no formó parte de la competición de Axelrod, pero de cualquier forma resulta muy instructivo. Básicamente es idéntico a Donde las Dan las Toman, excepto en que alguna vez, digamos una partida al azar de cada diez, intenta una deserción gratuita y obtiene la puntuación de Tentación alta. Hasta que Cándido Probador no ensaya las deserciones, los jugadores pueden ser perfectamente dos Donde las Dan las Toman. Parece como si se sucediera una secuencia de cooperación beneficiosa para ambos, con una cómoda puntuación del 100% de la cota,

hasta que de pronto, sin previo aviso, supongamos que en la octava partida, Cándido Probador deserta. Donde las Dan las Toman, por supuesto, ha jugado a COOPERAR en esta partida y, por consiguiente, recibe los O puntos del Incauto. Parece que Cándido Probador ha actuado bien, ya que ha obtenido 5 puntos en esta partida, pero en la siguiente Donde las Dan las Toman «se venga». Juega DESERTAR, siguiendo simplemente su regla de repetir el movimiento anterior del oponente. Mientras tanto, Cándido Probador, que sigue a ciegas su propia regla de copiar, ha copiado el movimiento de COOPERAR del oponente. Ahora es él quien obtiene los O puntos del Incauto, mientras que Donde las Dan las Toman logra la puntuación alta de 5. En el siguiente movimiento, Cándido Probador —creemos que muy injustamente— se «venga» de la deserción de Donde las Dan las Toman y así continúan alternativamente. Durante estas partidas alternas ambos jugadores reciben un promedio de 2,5 puntos por cada movimiento (la media de 5 y 0). Esto es menos que los 3 puntos constantes que pueden conseguir jugando permanentemente a cooperar (y, dicho sea de paso, este es el motivo de la «condición adicional» que se dejó sin explicar en la página 265). Así, cuando Cándido Probador se enfrenta a Donde las Dan las Toman, ambos juegan peor que cuando Donde las Dan las Toman lo hace contra sí mismo. Y cuando Cándido Probador juega con otro Cándido Probador, ambos tienden a hacerlo todavía peor, puesto que la deserción que repercute tiende a producirse más temprano.

Consideremos ahora otra estrategia llamada Probador Arrepentido. Es igual al Cándido Probador, excepto en que realiza pasos activos para romper la serie de recriminaciones alternativas. Para hacerlo necesita una «memoria» ligeramente mejor que la de Donde las Dan las Toman o Cándido Probador. Probador Arrepentido recuerda si ha desertado espontáneamente o si el resultado fue una venganza rápida. Si es así, «lleno de remordimientos» permite a su oponente una «tirada libre» sin venganza. Esto significa que se cortan en flor la serie de recriminaciones mutuas. Si sigue ahora usted una partida imaginaria entre Probador Arrepentido y Donde las Dan las Toman, verá que pronto se abandonan esa serie de posibles venganzas mutuas. La mayor parte del juego continúa en la mutua cooperación, disfrutando ambos jugadores de la consiguiente puntuación generosa. Probador Arrepentido juega mejor contra Donde las Dan las Toman que Cándido Probador, aunque no tan bien como Donde las Dan las Toman contra sí mismo.

Algunas de las estrategias que participaron en el torneo de Axelrod fueron mucho más sofisticadas que Probador Arrepentido o Cándido Probador, pero también acabaron con menos puntos de promedio que el simple Donde las Dan las Toman. En realidad, de todas ellas (excepto Aleatoria) la que menos éxito tuvo fue la más elaborada. La presentó «Sin Nombre»; una pista para la especulación: ¿alguna eminencia gris del Pentágono? ¿El jefe de la CIA? ¿Henry Kissinger? ¿El propio Axelrod? Creo que nunca lo sabremos.

No nos interesa examinar los detalles de las estrategias presentadas. Este libro no trata de la ingenuidad de los programadores de computadoras. Más interesante es clasificar las estrategias conforme a ciertas categorías y examinar el éxito de estas divisiones generales. La categoría más importante que admite Axelrod es «amable». Una estrategia amable se define como aquella que no es nunca la primera en desertar. Donde las Dan las Toman, por ejemplo, es capaz de desertar, pero sólo como venganza. Tanto

Cándido Probador como Probador Arrepentido son estrategias sucias, porque a veces desertan, aunque en raras ocasiones cuando no se les provoca. De las 15 estrategias registradas en el torneo, 8 eran amables. Resulta significativo que las 8 que mayores puntuaciones obtuvieron eran amables, mientras que las 7 sucias quedaban por detrás de ellas. Donde las Dan las Toman obtuvo un promedio de 504,5 puntos: el 84% de nuestra cota de 600, una buena puntuación. Las otras estrategias amables puntuaron sólo un poco menos, con valores entre el 83,4% y el 78,6%. Hay una gran distancia entre esta puntuación y el 66,8% obtenido por Graaskamp, la que más éxito tuvo entre todas las sucias. Parece evidente que a los buenos chicos les va bien en este juego.

Otro término técnico de Axelrod es «clemente». Una estrategia clemente es la que puede vengarse, pero tiene mala memoria. Tiende a pasar por alto antiguas ofensas. Donde las Dan las Toman es una estrategia clemente. Se venga inmediatamente de un desertor, pero después olvida lo pasado. El rencoroso del capítulo X es en absoluto lo contrario de clemente. Nunca abandona el rencor contra un jugador que alguna vez ha desertado en su contra, aunque sólo sea una vez. En el torneo de Axelrod se introdujo una estrategia formalmente idéntica al rencoroso bajo el nombre de Friedman, y no funcionó especialmente bien. De todas las estrategias amables (observe que es técnicamente amable, aunque no perdona en absoluto), Rencoroso/Friedman fue la segunda peor. La razón por la que las estrategias no clementes no funcionan bien es que no pueden romper el círculo de la mutua recriminación, aunque su oponente esté «arrepentido».

Pero es posible ser todavía más clemente que Donde las Dan las Toman. Donde las Dan las Toman Dos permite a sus oponentes dos deserciones antes de vengarse. Esto puede parecer excesivamente santurrón y magnánimo. De cualquier modo, Axelrod averiguó que sólo con que alguien hubiera jugado el Donde las Dan las Toman Dos, habría ganado el torneo. Esto se debe a que resulta excelente para evitar las series de mutua recriminación.

Así pues, hemos identificado dos características de estrategias ganadoras: amables y clementes. Esta conclusión, que suena casi utópica —vale la pena ser amables y clementes— resultó una sorpresa para muchos de los expertos, que habían tratado de ser demasiado astutos presentando estrategias sutilmente sucias; mientras que los que presentaron estrategias amables no consiguieron nada tan clemente como Donde las Dan las Toman Dos.

Axelrod anunció un segundo torneo. Recibió 62 propuestas, a las que de nuevo añadió Aleatoria, haciendo 63 en total. Esta vez el número de partidas por juego no se fijó en 200, sino que se dejó abierto por una buena razón sobre la que más adelante incidiré. Podemos seguir expresando las puntuaciones como porcentaje de la «cota», o puntuación de «siempre cooperar», aunque la cota requiera cálculos más complejos y ya no sean 600 puntos.

Todos los programadores del segundo torneo disponían de los resultados del primero, incluyendo el análisis de Axelrod de por qué Donde las Dan las Toman y otras estrategias amables y clementes habían dado tan buenos resultados. Sólo quedaba esperar que los que respondieron tomaran nota de esta información de uno u otro modo. En realidad, se dividieron en dos escuelas de pensamiento. Algunos razonaron que la

amabilidad y el don de la clemencia eran cualidades evidentemente ganadoras y, en consecuencia, presentaron estrategias amables y clementes. John Maynard Smith fue tan lejos que presentó la superclemente Donde las Dan las Toman Dos. La otra escuela de pensamiento defendía que muchos de sus colegas, tras leer el análisis de Axelrod, presentarían ahora estrategias amables y clementes. Por consiguiente, ellos aportarían estrategias sucias intentando así explotar esta prevista debilidad.

Pero de nuevo el juego sucio no dio resultado. Donde las Dan las Toman, presentada por Anatol Rapoport, fue otra vez la ganadora y puntuó un sonoro 96% de la cota. Y de nuevo, las estrategias amables dieron en general mejores resultados que las sucias. Todas menos una de las 15 estrategias de mayor puntuación eran amables y todas menos una de las 15 de menor puntuación eran sucias. Pero aunque la santurrona Donde las Dan las Toman Dos podría haber ganado el primer torneo si se hubiera presentado, no ganó el segundo. Esto se debió a que ahora se incluían estrategias más sutilmente sucias, capaces de hacer mella sin compasión en semejante debilidad.

Esto pone de manifiesto un aspecto importante acerca de estos torneos. El éxito de una estrategia depende de las otras estrategias que se presentan. Es la única manera de justificar las diferencias entre el segundo torneo, en el que Donde las Dan las Toman Dos quedó descalificada, y el primero, donde podría haber ganado. Pero como ya dije antes, este no es un libro sobre la ingenuidad de los programadores de computadoras. ¿Hay alguna manera objetivo de juzgar cuál es realmente la mejor estrategia en un sentido general y menos arbitrario? Los lectores de los capítulos anteriores ya habrán intentado encontrar la respuesta en la teoría de las estrategias evolutivamente estables.

Me cuento entre los que Axelrod envió sus primeros resultados, acompañados de una invitación para presentar una estrategia en el segundo torneo. No lo hice, pero si que formulé, en cambio, otra sugerencia. Axelrod había comenzado ya a pensar en términos de EEE, pero creí que esta tendencia era tan importante que le escribí, sugiriéndole que debería ponerse en contacto con W. D. Hamilton, que, aunque Axelrod lo ignoraba, se encontraba entonces en otro departamento de la misma universidad, la Universidad de Michigan. En efecto, se puso de inmediato en contacto con Hamilton y el resultado de su posterior colaboración fue un brillante artículo conjunto, publicado en la revista *Science* en 1981 y que recibió el premio Newcomb Cleveland de la Asociación Americana para el Progreso de las Ciencias. Además de tratar varios ejemplos biológicos del Dilemas del Prisionero Repetido, Axelrod y Hamilton dieron lo que considero el reconocimiento debió al enfoque EEE.

Comparemos el enfoque EEE con el sistema de «todos contra todos» que siguió a los dos torneos de Axelrod. Ir todos contra todos es parecido a una liga de fútbol. Cada estrategia se enfrenta a otra un número igual de veces. La puntuación final de una estrategia es la suma total de los puntos conseguidos frente a las otras estrategias. Por consiguiente, para tener éxito en un torneo de todos contra todos una estrategia debe ser un buen competidor contra cualquier otra que pueda haberse presentado. El nombre que Axelrod da a una estrategia buena contra una amplia variedad de otras distintas es «robusta». Donde las Dan las Toman resultó ser una estrategia robusta. Pero la serie de estrategias que se presentan es arbitraria. Este es el aspecto que antes nos preocupaba. En

el torneo original de Axelrod casi la mitad de las propuestas eran amables. Donde las Dan las Toman ganó en este clima y Donde las Dan las Toman Dos habría ganado de haberse presentado. Pero supongamos ahora que casi todas las propuestas son sucias. Podría haber sucedido fácilmente; después de todo, 6 de las 14 estrategias presentadas eran sucias. Si lo hubieran sido 13, Donde las Dan las Toman no habría ganado. El «clima» habría sido desfavorable para ella. No sólo el dinero ganado, sino también el orden del éxito entre las estrategias depende de las que se presentan; o dicho de otro modo, depende de algo tan arbitrario como el capricho humano. ¿Cómo puede reducirse esta arbitrariedad? «Pensando en EEE».

Se recordará de anteriores capítulos que la característica más importante de una estrategia evolutivamente estable es que siga funcionando bien cuando abunda en la población de estrategias. Decir que Donde las Dan las Toman es una EEE sería como decir que Donde las Dan las Toman se da bien en un clima dominado por Donde las Dan las Toman. Esto podría considerarse un caso especial de «robustez». Como evolucionistas estamos tentados a considerarlo como el único tipo importante de robustez. ¿Por qué es tan importante? Porque en el mundo del darwinismo las ganancias no se pagan con dinero, sino con descendencia. Para un darwinista una estrategia que tiene éxito es la que se ha generalizado en la población de estrategias. Para que una estrategia siga teniendo éxito debe funcionar especialmente bien cuando es numerosa, es decir, en un clima dominado por sus propias copias.

En realidad, Axelrod condujo la tercera ronda de su torneo como podría haberla llevado la selección natural: buscando una EEE. Ciertamente, no la llamó tercera ronda, puesto que no solicitó nuevas propuestas, sino que utilizó las 63 del segundo torneo. Pero creo que conviene llamarla tercera ronda, porque se diferencia de los dos torneos de «todos contra todos» de manera mucho más fundamental que éstos entre sí.

Axelrod tomó las 63 estrategias y las introdujo de nuevo en una computadora para hacer la «1.ª generación» de una sucesión evolutiva. En la «1.ª generación», por consiguiente, el «clima» consistía en una representación por igual de las 63 estrategias. Al final de esa primera generación, a cada estrategia se le pagaron sus ganancias, no en «dinero» o «puntos» sino como *descendencia* idéntica a sus parentales (sexuales). En el transcurso de las generaciones algunas estrategias se hicieron más escasas, llegando incluso a extinguirse. Otras se volvieron más numerosas. Al cambiar las proporciones, lo mismo sucedió, en consecuencia, con el «clima» en el que tendrían lugar las futuras partidas del juego.

Llegado un momento, digamos 1.000 generaciones, no habría más cambios en las proporciones ni en el clima. Se habría alcanzado la estabilidad. Pero antes el destino de las diversas estrategias habría experimentado altibajos, lo mismo que con las simulaciones en la computadora con tramposos, incautos y rencorosos. Algunas de las estrategias comienzan a extinguirse desde el principio; la mayoría habían desaparecido en la generación 200. Entre las sucias, una o dos habían comenzado a aumentar su frecuencia, pero su prosperidad, lo mismo que en mi simulación con los tramposos, fue efímera. La única estrategia sucia que sobrevivió a la generación 200 fue una llamada Harrington. Su sino ascendió vertiginosamente durante las 150 primeras generaciones.

Des pues fue declinando gradualmente, aproximándose a la extinción hacia la generación 1.000. Harrington funcionó bien de forma temporal por los mismos motivos que mis tramposos. Explotaba las debilidades del tipo de Donde las Dan las Toman Dos (ser dos veces clemente) mientras existían. Después, cuando esas estrategias débiles se extinguieron, Harrington les siguió, porque no le quedaban presas fáciles. El campo estaba libre para las estrategias «amables» pero «provocables», como Donde las Dan las Toman.

La propia Donde las Dan las Toman ocupó el primer puesto en cinco de los seis pases de la ronda 3, lo mismo que en las rondas 1 y 2. Otras cinco estrategias amables pero provocables acabaron casi con el mismo éxito (frecuentes en la población) como Donde las Dan las Toman y, de hecho, una de ellas ganó en el sexto pase. Cuando todas las sucias se extinguieron, no hubo manera de diferenciar esas estrategias amables de Donde las Dan las Toman, o unas de otras, ya que, puesto que eran amables, jugaban simplemente COOPERAR entre sí.

Una consecuencia de esta homogeneidad es que, aunque Donde las Dan las Toman parece una EEE no es, estrictamente, una verdadera EEE. Recordemos que para ser una EEE, la estrategia no debe ser invadible, cuando es común, por parte de otra estrategia mutante y rara. Es cierto que Donde las Dan las Toman no puede ser invadida por una estrategia sucia, pero por otra estrategia amable es distinto. Como acabamos de ver, en una población de estrategias amables todas tendrán el mismo aspecto que las demás y se comportarán exactamente igual: todas COOPERAN al mismo tiempo. Por eso. cualquier otra estrategia amable, como la totalmente santurrona Siempre Cooperar, penetra en la población sin que se la perciba, aunque hemos de admitir que no disfruta de una ventaja selectiva positiva sobre Donde las Dan las Toman. Por eso, Donde las Dan las Toman no es, técnicamente, una EEE.

Quizás usted creyera que, puesto que todo el mundo es tan amable, podríamos considerar a Donde las Dan las Toman una EEE. Pero ¡ay! Veamos lo que sucede. A diferencia de Donde las Dan las Toman, Siempre Cooperar no es estable frente a la invasión de estrategias sucias como Siempre Desertar. Siempre Desertar funciona bien frente a Siempre Cooperar, ya que obtiene una puntuación de «tentación» elevada. Las estrategias sucias como Siempre Desertar consiguen reducir el número de estrategias demasiado amables, como Siempre Cooperar.

Pero aunque hablando en sentido estricto Donde las Dan las Toman no es una auténtica EEE, en la práctica probablemente es válido considerar más o menos equivalente a una EEE algún tipo de mezcla de estrategias «similares a Donde las Dan las Toman», básicamente amables, pero vengativas. Una mezcla de esta naturaleza incluiría una pequeña proporción de suciedad. Robert Boyd y Jeffrey Loberbaum, en uno de los más interesantes seguimientos del trabajo de Axelrod, consideraron una mezcla de Donde Dan Dos las Toman y de una estrategia llamada Donde las Dan las Toman Recelosa: es técnicamente sucia, pero no muy sucia. Se comporta exactamente igual que Donde las Dan las Toman después del primer movimiento, pero —y esto es lo que la hace técnicamente sucia— deserta al primer movimiento del juego. En un clima totalmente dominado por Donde las Dan las Toman, la Donde las Dan las Toman Recelosa no

prospera, porque su deserción inicial dispara una serie ininterrumpida de recriminación mutua. Cuando, por otro lado, encuentra a un jugador de Donde las Dan las Toman Dos, la superior clemencia de Donde las Dan las Toman Dos aborta esta recriminación. Ambos jugadores acaban la partida con, al menos, la puntuación «cota», recibiendo Donde las Dan las Toman Recelosa una bonificación por su deserción inicial. Boyd y Lorberbaum demostraron que una población de Donde las Dan las Toman podría resultar invadida, hablando evolutivamente, por una *mezcla* de Donde las Dan las Toman Dos y Donde las Dan las Toman Recelosa, al prosperar cada una de ellas en compañía de la otra. Desde luego, esta no es la única combinación que podría invadir así. Probablemente hay multitud de mezclas de estrategias ligeramente sucias con estrategias amables y muy clementes que, juntas, poseen la capacidad de invadir. Alguna de ellas podría ser como un espejo de aspectos conocidos de la vida humana.

Axelrod reconoció que Donde las Dan las Toman no es estrictamente una EEE y, por consiguiente, acuñó para describirla la frase de «estrategia colectivamente estable». Como en el caso de las verdaderas EEE, a más de una estrategia le es posible ser colectivamente estable al mismo tiempo. Y, de nuevo, es cuestión de suerte que una de ellas domine la población. Siempre Desertar es también estable, lo mismo que Donde las Dan las Toman. En una población en la que Siempre Desertar ya ha comenzado a dominar, ninguna otra estrategia funcionará mejor. Podemos tratar el sistema como biestable, siendo Siempre Desertar uno de los puntos estables y Donde las Dan las Toman (o cualquier mezcla de estrategias vengativas y generalmente amables) el otro. El punto estable que primero domine la población tenderá a mantenerse dominante.

¿Pero qué significa «dominante» en términos cuantitativos? ¿Cuántas Donde las Dan las Toman tiene que haber para que Donde las Dan las Toman funcione mejor que Siempre Desertar? Eso depende de las ganancias que la banca haya acordado repartir en este juego en particular. Todo lo que podemos decir, generalizando, es que hay una frecuencia crítica, un filo de la navaja. A uno de sus lados se excede la frecuencia crítica de Donde las Dan las Toman, y la selección irá favoreciendo cada vez más a Donde las Dan las Toman. Al otro lado, se excederá la frecuencia crítica de Siempre Desertar y la selección favorecerá cada vez más a Siempre Desertar. El equivalente de este filo de la navaja lo encontramos, como se recordará, en la historia de los rencorosos y los tramposos del capítulo X.

Por lo tanto, es evidentemente interesante el lado del filo de la navaja en el que comienza una población. Y necesitamos saber cómo es posible que una población pase de un lado al otro. Supongamos que comenzamos con una población que se encuentra ya en el lado de Siempre Desertar. Los pocos individuos de Donde las Dan las Toman no se encontrarán con la frecuencia suficiente como para actuar en beneficio mutuo. Por consiguiente, la selección natural empuja la población cada vez más hacia el extremo de Siempre Desertar. Sólo con que la población consiguiera, por deriva aleatoria, pasar por encima del filo de la navaja podría descender hasta el lado de Donde las Dan las Toman y todos prosperarían mucho mejor a expensas de la banca (la naturaleza). Pero, por supuesto, las poblaciones no tienen voluntad de grupo, intención o propósito de grupo.

No pueden afanarse por saltar el filo. Sólo lo cruzarán si las fuerzas indirectas de la naturaleza les llevan al otro lado.

¿Cómo puede suceder? Una manera de expresar la respuesta es diciendo que por «casualidad». Pero «por casualidad» es precisamente una expresión que indica ignorancia. Significa «determinado por algo así como medios desconocidos o sin especificar». Podemos hacer las cosas un poco mejor que «por casualidad». Intentar hallar las maneras prácticas de cómo una minoría de individuos Donde las Dan las Toman pueden incrementar la masa crítica. Esto equivale a una pregunta sobre las posibles maneras como los individuos Donde las Dan las Toman consiguen agruparse en número suficiente para que todos ellos se beneficien a expensas de la banca.

Esta línea de pensamiento parece prometedora, pero es bastante vaga. ¿Cómo podrían agruparse individuos mutuamente parecidos en agregados locales? En la naturaleza la forma evidente es por parentesco genético. Probablemente los animales de la mayoría de las especies se encontrarán viviendo más cerca de sus hermanos y primos que de miembros aleatorios de la población. Y esto no sucede, necesariamente, por elección. Es una consecuencia automática de la «viscosidad» de la población. Viscosidad significa cualquier tendencia de los individuos para continuar viviendo juntos en el lugar donde nacieron. Por ejemplo, a través de la mayor parte de la historia y en la mayoría de las partes del mundo (aunque no en nuestro mundo actual), los seres humanos rara vez se han dispersado más allá de unos cuantos kilómetros de su lugar de nacimiento. Como resultado tienden a formarse cúmulos locales de parientes genéticos. Recuerdo haber visitado una remota isla en la costa occidental de Irlanda y quedar impresionado por el hecho de que casi todos los isleños tenían enormes orejas en forma de asas de jarro. Difícilmente se habría producido porque las orejas grandes se adaptaran mejor al clima (soplan fuertes vientos). Se debe a que la mayoría de los habitantes de la isla están estrechamente emparentados.

Los parientes genéticos no sólo tienden a parecerse en sus rasgos faciales, sino también en otros muchos aspectos. Por ejemplo, con respecto a la tendencia genética a jugar —o no jugar— Donde las Dan las Toman. Así, incluso si Donde las Dan las Toman es rara en el conjunto de la población, seguirá siendo común en el grupo local. En éste, los individuos Donde las Dan las Toman se encontrarán con la frecuencia suficiente como para beneficiarse de la cooperación mutua, a pesar de que los cálculos efectuados sólo sobre la frecuencia global en la población total puedan indicar que se encuentran por debajo de la frecuencia crítica del «filo de la navaja».

Si es así, los individuos Donde las Dan las Toman, cooperando entre sí en acogedores y pequeños enclaves locales, pueden prosperar hasta pasar de pequeños cúmulos locales a grandes cúmulos locales. Estos cúmulos locales pueden crecer tanto que se extiendan a otras áreas, áreas hasta entonces dominadas, numéricamente, por individuos que jugaban Siempre Desertar. Pensando en estos enclaves locales, mi isla irlandesa es un paralelismo que podría inducir a error, pues está físicamente aislada. Imaginemos, en su lugar, una población grande sin mucho movimiento, de modo que los individuos tienden a parecerse a sus vecinos inmediatos más que a los más lejanos, aunque exista una hibridación continua en toda el área.

Volviendo ahora a nuestro filo de la navaja, Donde las Dan las Toman podría superarlo. Todo lo que necesita es una pequeña acumulación local, del tipo que tiende a formarse de modo espontáneo en las poblaciones naturales. Donde las Dan las Toman lleva incorporada un don, aunque raro, para cruzar el filo de la navaja sobre su propio lado. Es como si hubiera un pasaje secreto por debajo de dicho filo. Pero ese pasaje contiene una válvula unidireccional: existe una asimetría. A diferencia de Donde las Dan las Toman, Siempre Desertar, aunque es una auténtica EEE, no puede usar la acumulación local para cruzar el filo de la navaja. Por el contrario, los cúmulos locales de individuos Siempre Desertar, lejos de prosperar por la mutua presencia, funcionan especialmente *mal* en presencia de los demás. En lugar de ayudarse entre sí a expensas de la banca, se pisan. Entonces, Siempre Desertar, a diferencia de Donde las Dan las Toman, no saca provecho alguno del parentesco o de la viscosidad de la población.

En consecuencia, si bien Donde las Dan las Toman sólo puede ser una dudosa EEE, posee una especie de estabilidad de orden superior. ¿Qué puede significar esto? Con toda seguridad, estable significa estable. Bien, estamos adquiriendo una perspectiva más amplia. Siempre Desertar resiste la invasión durante mucho tiempo, pero si esperamos lo suficiente, quizás miles de años, Donde las Dan las Toman acabará por alcanzar el número suficiente como para saltar el filo de la navaja y la población experimentará un tirón. Pero lo contrario no sucederá. Como hemos visto, Siempre Desertar no puede beneficiarse de la acumulación y, por tanto, no disfruta de la estabilidad de orden superior.

Como hemos visto, Donde las Dan las Toman es «amable», lo que significa que nunca será la primera en desertar, y «clemente», o sea, que tiene mala memoria para los agravios pasados. Presentaré ahora otros términos técnicos, muy evocadores, de Axelrod. Donde las Dan las Toman «no es envidiosa». Ser *envidioso,* en la terminología de Axelrod, significa desear más dinero que el otro jugador en lugar de una cantidad grande en términos absolutos del dinero de la banca. No ser envidioso significa sentirse feliz si el otro jugador gana tanto dinero como usted, siempre que ambos consigan así más de la banca. Donde las Dan las Toman realmente nunca «gana» un juego. Piénselo y verá que no puede ganar más que su oponente en ningún juego en particular debido a que nunca deserta, excepto como venganza. Lo más que puede hacer es empatar con su oponente. Pero tiende a conseguir cada empate con una alta puntuación compartida. En lo que respecta a Donde las Dan las Toman y otras estrategias amables, la misma palabra «oponente» resulta inadecuada. Pero por desgracia, cuando los psicólogos organizan juegos del Dilema del Prisionero repetido entre seres humanos reales, casi todos los jugadores sucumben a la envidia y, por tanto, les va relativamente mal en términos de dinero. Parece que mucha gente, quizás sin pensarlo, preferiría vencer al otro jugador en lugar de cooperar con él para vencer a la banca. La obra de Axelrod ha demostrado cuan equivocado es esto.

Es un error sólo en ciertos tipos de juego. Los teóricos de los juegos los dividen en juegos de «suma cero» y de «suma no cero». Un juego de suma cero es aquel en que la ganancia de un jugador es la pérdida del otro. El ajedrez es un juego de este tipo, porque el objetivo de cada jugador es ganar, y esto significa hacer perder al otro. El Dilema del

Prisionero, sin embargo, es un juego de suma no cero. Hay una banca que paga dinero y los dos jugadores pueden cogerse del brazo y reírse de la banca.

Esta expresión, reírse de la banca, me recuerda una deliciosa línea de Shakespeare:

«Lo primero que haremos es matar a todos los abogados»

Enrique VI

En los llamados pleitos «civiles» suele existir, de hecho, un gran campo para la cooperación. Lo que parece una confrontación de tipo cero puede transformarse con un poco de buena voluntad en un juego de suma no cero beneficioso mutuamente. Consideremos un divorcio. Un buen matrimonio es evidentemente un juego de suma no cero, rebosante de mutua cooperación. Pero aunque llegue a romperse, hay varias razones por las que la pareja puede beneficiarse de seguir cooperando y tratando también su divorcio como una suma no cero. Si el bienestar de un hijo no es suficiente razón, podrían serlo los honorarios de los dos abogados, un buen pellizco a las finanzas familiares. Por eso, evidentemente, una pareja sensible y civilizada debería comenzar por ir *juntos* a ver a un abogado ¿no es verdad?

Bueno, realmente no. Al menos en Inglaterra y, hasta hace poco, en los cincuenta estados de los EUA, la ley, o más estrictamente —y esto es muy significativo— el propio código personal de los abogados no se lo permite. Los abogados sólo pueden aceptar a un miembro de la pareja como cliente. La otra persona debe permanecer fuera y, o bien se queda sin asesoramiento legal, o bien ha de acudir a otro abogado. Y aquí es donde empieza lo divertido. En habitaciones diferentes, pero al unísono, los dos letrados comienzan a referirse a «nosotros» y «ellos». «Nosotros», como usted comprenderá, no significa yo y mi mujer, significa yo y mi abogado contra ella y su abogado. Cuando el caso pasa al tribunal recibe el nombre de «Smith contra Smith», dándose por supuesto que se trata de dos adversarios, lo sientan o no así los cónyuges y hayan o no acordado que su deseo es comportarse amigablemente. Y ¿quién se beneficia de tratar el asunto como una pelea de «yo gano, tu pierdes»? Probablemente, sólo los abogados.

La desventurada pareja ha sido empujada a un juego de suma cero. Sin embargo, para los abogados, el caso de Smith contra Smith es un bonito y provechoso juego de suma no cero, donde los Smith hacen los pagos y los dos profesionales exprimen a sus clientes conforme a un elaborado código de cooperación. Una manera de cooperar es haciendo propuestas que saben que la otra parte no aceptará. Esto induce una contrapropuesta que, de nuevo, ambos saben que es inaceptable. Y así sucesivamente. Cada carta, cada llamada telefónica entre los «adversarios» cooperantes añade una línea a la factura. Con suerte, este procedimiento puede prolongarse durante meses, o incluso años, aumentando los costes en paralelo. Los letrados no necesitan ir juntos para conseguirlo. Al contrario, irónicamente, su escrupulosa separación es el principal instrumento de su cooperación a expensas de los clientes. Incluso puede suceder que no sean conscientes de lo que están haciendo. Lo mismo que los vampiros que veremos dentro de un momento, juegan siguiendo reglas ritualizadas. El sistema funciona sin un control u organización conscientes. Todo está engranado para empujarnos hacia un juego

de suma cero. Suma cero para los clientes, pero generosa suma no cero para los abogados.

¿Qué hay que hacer? La opción de Shakespeare no está nada clara. Sería mucho mejor cambiar la ley. Pero la mayoría de los parlamentarios proceden de la profesión jurídica y tienen mentalidad de suma cero. Resulta difícil imaginarse una atmósfera más combativa que la Cámara de los Comunes británica (los tribunales de justicia preservan al menos las buenas costumbres del debate todo lo que pueden, pues «mi letrado amigo y yo» estamos cooperando amigablemente para la banca). Quizás a los legisladores bienintencionados y a los abogados arrepentidos habría que enseñarles algo sobre la teoría del juego. Es de justicia decir que algunos abogados desempeñan exactamente el papel contrario, persuadiendo a los clientes que quieren una lucha de suma cero, de que les irá mucho mejor consiguiendo un acuerdo de suma no cero fuera de los tribunales.

¿Qué pasa con los otros juegos de la vida humana? ¿Cuáles son los de suma cero y cuáles los de suma no cero? Y, puesto que no son la misma cosa, ¿qué aspectos de la vida percibimos como suma cero o no cero?, ¿qué aspectos de la vida humana fomentan la «envidia» y cuáles la cooperación contra la «banca»? Pensemos, por ejemplo, en la negociación de un salario y en «diferenciales». Cuando estamos negociando un aumento de sueldo ¿nos motiva la «envidia» o cooperamos para obtener el máximo de nuestros ingresos reales? ¿Suponemos, en la vida real y en los experimentos psicológicos, que estamos jugando un juego de suma cero cuando no es así? Me limito a exponer estas simples cuestiones. La respuesta desborda los objetivos del presente libro.

El fútbol es un juego de suma cero. Al menos suele serlo. En ocasiones puede convertirse en uno de suma no cero. Así sucedió en 1977 en la Liga Inglesa de Fútbol (la de la Asociación de Fútbol; los otros juegos llamados fútbol, como el fútbol rugby, el fútbol australiano, el fútbol americano, el fútbol irlandés, etc. son también juegos de suma cero). Los equipos de esta Liga se dividen en cuatro divisiones. Los clubs juegan unos contra otros dentro de su división, acumulando puntos por cada victoria o empate a lo largo de la temporada. Estar en la Primera División es prestigioso, así como lucrativo para el club, pues garantiza gran cantidad de espectadores. Al final de cada temporada, los tres últimos club de primera división bajan a segunda para la siguiente temporada. El descenso parece considerarse un hecho terrible y vale la pena hacer grandes esfuerzos para evitarlo.

El 18 de mayo de 1977 era el último día de la temporada. Dos de los tres descensos de primera división ya estaban decididos; estaba pendiente el tercero. Iba a ser uno de los tres equipos siguientes: el Sunderland, el Bristol o el Coventry. Aquel sábado los tres tenían que esforzarse. El Sunderland jugaba contra un cuarto equipo (cuya permanencia en primera no estaba en liza). El Bristol y el Coventry debían luchar entre sí. Se sabía que si el Sunderland perdía, al Bristol y al Coventry les bastaba con un empate para asegurar su permanencia en primera. Pero si el Sunderland ganaba, bajarían el Bristol o el Coventry, según sus resultados en la confrontación. Los dos partidos cruciales eran, teóricamente, simultáneos. Sin embargo, el Bristol-Coventry se celebró cinco minutos más tarde. Debido a esto, el resultado del partido del Sunderland se hizo público antes del final del Bristol-Coventry. Ahí radica lo complicado de la historia.

Durante la mayor parte del partido entre el Bristol y el Coventry, el juego se desarrolló, según un reportero de la época, «rápido y a menudo con furia»: un excitante duelo (para quien le gusten estas cosas). Algunos goles por ambas partes habían situado el marcador en un empate a 2 en el minuto ochenta. Dos minutos antes del final llegó del otro estadio la noticia de que el Sunderland había perdido. De inmediato, el entrenador del Coventry vio la noticia en el cuadro de anuncios electrónico del extremo del campo. Los 22 jugadores lo pudieron leer y se dieron cuenta que ya no necesitaban jugar fuerte. El empate era todo lo que ambos equipos necesitaban para evitar el descenso. Y, en efecto, esforzarse por conseguir un nuevo gol era, desde luego, una mala política, pues al retirar jugadores de la defensa se corría el riesgo de perder, y entonces el descenso estaba asegurado. Ambas partes se esforzaron por consolidar el empate. Como decía el mismo reportero: «Los aficionados, segundos antes fieros rivales cuando Don Gillies empató en el minuto 80 para el Bristol, se unieron de pronto en una celebración conjunta. El arbitro, Ron Chalis contemplaba impotente cómo los jugadores iban dando a la pelota sin que nadie se opusiera al que la llevaba». Lo que antes había sido un juego de suma cero se había convertido de pronto, en virtud de una noticia del exterior, en uno de suma no cero. En términos de nuestra anterior discusión, es como si hubiera aparecido por arte de magia una «banca» exterior haciendo que el Bristol y el Coventry se beneficiaran del mismo resultado: el empate.

Los deportes de exhibición, como el fútbol, son normalmente juegos de suma cero. Es mucho más emocionante para las multitudes ver a los jugadores esforzarse unos contra otros que contemplarles conviviendo amigablemente. Pero la vida real, tanto la humana como la de los animales y las plantas, no está hecha para el público. En realidad, muchas situaciones de la vida real son equivalentes a juegos de suma no cero. La naturaleza suele desempeñar el papel de «banca» y los individuos pueden beneficiarse del éxito ajeno. No deben vencer a los rivales para beneficiarse ellos mismos. Sin alejarse de las leyes fundamentales de los genes egoístas, podemos ver cómo la cooperación y la ayuda mutua pueden prosperar incluso en un mundo básicamente egoísta. Podemos ver cómo, en el sentido que da Axelrod al término, los buenos chicos acaban primero.

Pero nada de esto funciona a menos que el juego sea *repetido.* Los jugadores deben saber (o «saben») que la partida actual no es la última que celebrarán. En la inolvidable frase de Axelrod: la «sombra del futuro» debe ser alargada. Pero ¿qué longitud debe tener? Puede ser infinitamente larga. Desde un punto de vista teórico no importa lo que dure el juego; lo importante es que ninguno de los jugadores debe *saber* cuándo va a acabar. Suponga que usted y yo estábamos jugando el uno contra el otro y suponga también que ambos sabíamos que el número de partidas tenía que ser exactamente de 100. Sabíamos que la partida 100, al ser la última, era equivalente a una simple del Dilema del Prisionero. Por consiguiente, la única estrategia racional para ambos en la partida 100 sería DESERTAR, y podríamos suponer perfectamente que el otro estaría decidido a hacerlo en esta última oportunidad. Por consiguiente, esa partida final se considera predecible. Pero entonces la 99 sería la del tipo simple y lo racional sería DESERTAR. La 98 caería bajo el mismo razonamiento, y así sucesivamente. Dos jugadores estrictamente racionales supondrían que cada uno también lo es y no pueden

hacer nada más que desertar si saben cuántas partidas han de jugar. Por esta razón, cuando los teóricos hablan del juego del Dilema del Prisionero repetido suponen siempre que el final es impredecible, o que sólo la banca lo sabe.

Aunque no se conozca con certeza el número de partidas del juego, a menudo es posible hacer una conjetura estadística sobre cuánto durará *probablemente.* Este aserto se convierte en parte importante de la estrategia. Si me doy cuenta de que la banca se pone nerviosa y mira el reloj, puedo suponer que el juego está llegando a su fin y, por consiguiente, me sentiré tentado de desertar. Si supongo que usted se ha dado cuenta que la banca está nerviosa, temeré que también usted tenga la tentación de desertar. Probablemente querré ser el primero en hacerlo. Especialmente porque mi temor de que usted tema que yo...

La simple distinción de los matemáticos entre el juego del Dilema del Prisionero sencillo y repetido es demasiado simple. Cada jugador puede esperar comportarse como si poseyera una estimación constantemente actualizada de la duración probable del juego. Cuanto más larga sea su estimación, tanto más jugará conforme a las expectativas de los matemáticos para el juego repetido verdadero: en otras palabras, será más amable, más clemente y menos envidioso. Cuanto más corto sea el cálculo de futuro para el juego, tanto más se sentirá inclinado a jugar de acuerdo con las expectativas de los matemáticos para el juego sencillo: será más sucio y menos clemente.

Axelrod esboza una emocionante ilustración de la importancia de la sombra del futuro a partir de un fenómeno notable surgido durante la Primera Guerra Mundial, el llamado sistema de vive-y-deja-vivir. Su fuente son los estudios del historiador y sociólogo Tony Ashworth. Es bien conocido que durante la Navidad las tropas británicas y alemanas confraternizaron brevemente y bebieron juntos en tierra de nadie. Menos conocido, pero en mi opinión más interesante, es el hecho de los pactos de agresión no oficiales y no escritos, del sistema de «vive-y-deja-vivir», que floreció ocasionalmente en las líneas del frente durante al menos dos años desde 1914. Un viejo oficial británico que visitaba las trincheras quedó atónito al observar cómo los soldados alemanes caminaban a tiro de rifle detrás de sus propias líneas. «Parecía como si nuestros hombres no se dieran cuenta. Me mentalicé para eliminar ese tipo de cosas cuando tomáramos el mando; tales cosas no se podían consentir. Evidentemente, aquella gente no sabía lo que era una guerra. Al parecer ambas partes creían en la política del "vive-y-deja-vivir".»

La teoría del juego y el Dilema del Prisionero no se inventaron en aquellas fechas pero, mirando hacia atrás, podemos ver perfectamente lo que sucedía y Axelrod nos proporciona un análisis fascinante. En la guerra de trincheras de aquel tiempo, la sombra del futuro para cada patrulla era larga. Es decir, cada grupo atrincherado de soldados británicos podía esperar encontrar el mismo grupo atrincherado de soldados alemanes durante muchos meses. Además, los soldados rasos nunca sabían, si es que alguna vez se enteraban, cuándo tenían que avanzar; en los ejércitos las órdenes son notablemente arbitrarias, caprichosas e incomprensibles para quienes las reciben. La sombra de futuro era lo suficientemente larga e indeterminada como para fomentar el desarrollo de un tipo Donde las Dan las Toman de cooperación. Con ello, la situación era equivalente a una partida del Dilema del Prisionero.

Para calificarlo como un auténtico Dilema del Prisionero, recuerde que las ganancias deben seguir un determinado orden de rango. Ambas partes deben ser de cooperación mutua (CM) en lugar de deserción mutua. La deserción mientras que el otro coopera (DC) es todavía mejor, mientras que lo peor es cooperar al desertar la otra parte (CD). La deserción mutua (DM) es lo que el cuartel general quisiera ver. Quieren ver sus propios tramposos, astutos, metiendo sus hombres allí donde surge la oportunidad.

La cooperación mutua es indeseable desde el punto de vista de los generales, ya que no les ayuda a ganar la guerra. Pero era muy deseable desde el punto de vista de los soldados de ambos bandos como individuos. No querían disparar. Admitamos —y esto tiene en cuenta las otras condiciones de ganancia necesarias para hacer de la situación un auténtico Dilema del Prisionero— que probablemente estaban de acuerdo con los generales al preferir ganar que perder. Pero esta no es la elección a la que se enfrenta un soldado en particular. Es poco probable que el resultado de toda la contienda se vea materialmente afectado por lo que él haga como individuo. La cooperación mutua con el soldado enemigo particular que tiene enfrente a través de la tierra de nadie afecta a su propio destino y es preferible en mucho mayor grado que la deserción mutua, aunque por razones de patriotismo o disciplina usted pueda preferir desertar (DC) si puede hacerlo. La situación parece un auténtico Dilema del Prisionero. Era de esperar que surgiera algo como un Donde las Dan las Toman, y así fue.

La estrategia localmente estable en una parte concreta de las trincheras no era necesariamente un Donde las Dan las Toman. La Donde las Dan las Toman es una más entre una familia de estrategias amables, vengativas pero clementes, que son todas, si no técnicamente estables, al menos difíciles de invadir una vez han surgido. Según un relato de la época, como mínimo surgieron tres Donde las Dan las Toman en un área local.

Salimos de noche al frente de trincheras [...] Los alemanes también han salido, por lo que está mal visto disparar. Lo realmente sucio son las granadas de fusil [...¡pueden matar a ocho o nueve hombres si caen en una trinchera [...¡pero no las usaremos a menos que los alemanes se vuelvan especialmente ruidosos, pues con su sistema de venganza devuelven tres por cada una de las nuestras.

Para cualquier miembro de la familia de estrategias de Donde las Dan las Toman es importante que los jugadores sean castigados por la deserción. Siempre tiene que existir la amenaza de la venganza. Las demostraciones de la capacidad de venganza fueron una característica notable del sistema de vive-y-deja-vivir. Las andanadas en ambos lados demostraban su capacidad mortal disparando no contra soldados enemigos, sino contra blancos inanimados cercanos a ellos, técnica utilizada también en las películas del Oeste (como disparar contra la llama de una vela). Parece que no se ha encontrado una respuesta satisfactoria a por qué las dos primeras bombas atómicas operativas se usaron —en contra de los deseos manifiestos de los principales físicos que dirigían el proyecto— para destruir dos ciudades en lugar de un blanco inofensivo, pero igualmente espectacular.

Un aspecto importante de las estrategias de Donde las Dan las Toman es que son clementes. Esto, como hemos visto, ayuda a amortiguar lo que de lo contrario se convertiría en una larga y perjudicial serie de recriminaciones mutuas. La importancia de

rebajar la venganza queda manifiesta en las siguientes memorias de un oficial británico (si es que la primera frase nos dejó alguna duda):

Estaba tomando el té en compañía de A cuando escuchamos un montón de disparos y fuimos a investigar. Encontramos a nuestros hombres y a los alemanes en sus respectivos parapetos. De repente llegó una salva, pero sin causar daños. Naturalmente, ambas partes se tiraron al suelo y nuestros hombres comenzaron a jurar contra los alemanes, cuando un valiente alemán subió a su parapeto y gritó: «Lo lamentamos; esperamos que nadie haya resultado herido. No es nuestra culpa, es culpa de esa maldita artillería prusiana. »

Axelrod comenta que esta disculpa «iba más allá de un mero esfuerzo instrumental para evitar una represalia. Refleja el pesar moral por haberse violado una situación de confianza y muestra la preocupación por que alguien haya resultado herido.» Desde luego, un alemán admirable y muy valiente.

Axelrod pone también de relieve la importancia de la predecibilidad y el ritual en el mantenimiento de unas pautas estables de confianza mutua. Un grato ejemplo de esto fue la «salva nocturna» disparada por la artillería británica con regularidad cronométrica en cierto sector de la línea. En palabras de un soldado alemán:

Llegaba a las siete —con tanta regularidad que podías poner con ella tu reloj en hora [...] Siempre tenía el mismo objetivo, su alcance era preciso, nunca variaba lateralmente o caía más lejos o más cerca de la marca [...] Incluso algunos compañeros salían gateando un poco antes de las siete para verla explotar.

La artillería alemana hacia exactamente lo mismo, como demuestra el siguiente relato británico:

Tan regulares eran (los alemanes) en su elección de los blancos, hora y número de andanadas que [...] el coronel Jones [...] sabía al minuto dónde caería el siguiente tiro. Sus cálculos eran muy precisos y así era capaz de correr unos riesgos que el cuadro de oficiales consideraba enormes, sabiendo que los proyectiles dejarían de caer justamente antes de que llegara al sitio castigado.

Axelrod considera que tales «rituales de disparos superficiales y rutinarios envían un doble mensaje. Transmiten agresión al alto mando, pero paz al enemigo.»

El sistema de vive-y-deja-vivir habría funcionado mediante negociación verbal entre estrategas negociando alrededor de una mesa. Pero en realidad no fue así. Surgió de una serie de convenciones locales, a través de las cuales la gente respondía al *comportamiento* del contrario; los soldados, como individuos, probablemente no eran conscientes de ello. No debe sorprendernos. Las estrategias en la computadora de Axelrod eran inconscientes. Era su conducta lo que las definía como amables o sucias, clementes o inclementes, envidiosas o no. Los programadores que las diseñaron pueden haber sido cualquiera de estas cosas, pero ello es irrelevante. Un hombre muy sucio podría haber programado perfectamente en la computadora una estrategia amable, clemente y no envidiosa. Y viceversa. La amabilidad de una estrategia se reconoce por su comportamiento, no por sus motivos (pues no tiene ninguno), ni por la personalidad de su autor (que se difumina en el fondo cuando el programa funciona en la computadora). Un

programa puede comportarse de una manera estratégica sin ser consciente de su estrategia o, en realidad, de nada.

Por supuesto, estamos totalmente acostumbrados a la idea de los estrategas inconscientes o al menos de los estrategas cuya consciencia, si es que existe, es irrelevante. Los estrategas inconscientes abundan en las páginas de este libro. Los programas de Axelrod son un modelo excelente del modo como, a lo largo de todo el libro, hemos ido pensando en los animales y las plantas y, en realidad, en los genes. Por lo tanto es natural preguntarse si sus conclusiones optimistas —sobre el éxito de la falta de envidia, la clemencia y la amabilidad— son aplicables igualmente al mundo de la naturaleza. La respuesta es que sí, por supuesto que lo son. Las únicas condiciones son que la naturaleza deberá organizar a veces juegos del Dilema del Prisionero, que la sombra del futuro deberá ser larga y que las partidas tendrán que ser de suma no cero. Estas condiciones se cumplen, efectivamente, en todos los reinos vivientes.

A nadie se le ocurrirá afirmar que una bacteria es un estratega consciente, aunque los parásitos bacterianos estén probablemente inmersos sin cesar en un juego del Dilema del Prisionero con sus huéspedes, y no hay razón por la que no puedan atribuirse a sus estrategias unos adjetivos axelrodianos — clemente, no envidioso, etc. Axelrod y Hamilton señalan que normalmente las bacterias inofensivas o beneficiosas pueden volverse perjudiciales en una persona herida, causando incluso una sepsis letal. El médico verá cómo la «resistencia natural» de esa persona desciende a causa de la herida. Pero quizás, la razón verdadera se relacione con los juegos del Dilema del Prisionero. ¿Quizás las bacterias tienen algo que ganar, pero suelen mantenerse a sí mismas bajo control? En la partida entre seres humanos y bacterias la «sombra del futuro» suele ser larga, pues el ser humano típico probablemente vivirá varios años desde cualquier fecha de partida. Una persona gravemente herida, por otro lado, puede presentar para esta bacteria una sombra de futuro potencialmente mucho más corta. La consiguiente «tentación de desertar» parece ser entonces una opción más atractiva que la «recompensa por la mutua cooperación». !Ni que decir tiene que no hay prueba alguna de que las bacterias piensen algo parecido en sus pequeñas y sucias cabezas! Quizás la selección en las generaciones bacterianas les haya incorporado una regla de tres inconscientes que funciona por medios puramente químicos.

Según Axelrod y Hamilton, las plantas pueden también tomar revancha, por supuesto de manera inconsciente. Las higueras y una especie concreta de avispas cooperan en una relación muy estrecha. El higo que usted come no es realmente un fruto. Tiene un diminuto agujero en su extremo y si usted penetra por él (tendrá que ser tan pequeño como una de estas avispas, y son diminutas: afortunadamente demasiado pequeñas como para que usted las note al comerse el higo) encontrará cientos de diminutas flores revistiendo sus paredes. El higo tiene un invernadero interior para las flores y una cámara de polinización. Y los únicos agentes que pueden llevar a cabo la polinización son esas avispas. Por consiguiente, el árbol se beneficia por alojar a los insectos. Pero ¿qué sacan las avispas? Ponen los huevos en algunas de las pequeñísimas flores; las larvas se alimentarán después de ellas. Dentro del mismo higo polinizan otras flores. Para un avispa, «desertar» significaría poner huevos en demasiadas flores y

polinizar pocas. Pero ¿cómo puede «vengarse» la higuera? Según Axelrod y Hamilton, «sucede en muchos casos que si una avispa penetra en un higo joven y no poliniza las flores suficientes para que den semillas y, por el contrario, pone huevos en la mayoría de ellas, el árbol interrumpe el desarrollo del higo en una fase temprana. Toda la progenie de la avispa se va al garete.»

Un magnífico ejemplo de lo que parece ser un arreglo de Donde las Dan las Toman en la naturaleza fue descubierto por Eric Fischer en un pez hermafrodita, un serránido de las costas norteamericanas. A diferencia nuestra, el sexo de este animal no viene determinado por sus cromosomas en el momento de la concepción. En su lugar, cada individuo es capaz de realizar funciones masculinas y femeninas. En cualquier episodio de freza producen huevos y esperma. Forman parejas monógamas y, dentro de ellas, desempeñan alternativamente los papeles masculino y femenino. Supongamos ahora que un pez concreto, si pudiera, «prefiriese» desempeñar siempre el papel masculino, ya que es más económico. En otras palabras, un individuo que consiguiese persuadir a su compañero para desempeñar siempre el papel femenino, lograría las ventajas de no tener que invertir en huevos y destinaría su esperma a otros fines, por ejemplo, acoplarse con otro pez.

Lo que Fischer observó en realidad fue que los peces operaban según un sistema de estricta alternancia. Esto es lo que podría esperarse si jugaran Donde las Dan las Toman. Y es factible que así sea, ya que parece que el juego es un auténtico Dilema del Prisionero, aunque algo complicado. Jugar la carta COOPERAR significa desempeñar el papel femenino cuando te toca el turno. Intentar desempeñar el papel masculino cuando te corresponde el femenino es el equivalente a jugar la carta DESERTAR. La deserción es vulnerable a la venganza: el compañero puede negarse a desempeñar el papel femenino la siguiente vez, cuando le toque el turno, y con ello simplemente terminaría la relación. Fischer observó que las parejas con una distribución irregular de los papeles sexuales tendían a romperse.

Una cuestión que a veces se plantean los sociólogos y los psicólogos es por qué los donantes de sangre (en países, como Gran Bretaña, donde no se les remunera) dan su sangre. Es difícil creer que la respuesta radique en una reciprocidad o egoísmo disfrazado en sentido estricto. No sucede, como se suele creer, que los donantes reciban un trato preferencial cuando ellos mismos necesitan una transfusión. Tampoco se les condecora. Puede que sea ingenuo, pero creo ver en ello un caso genuino de puro y desinteresado altruismo. También parece que entre los vampiros compartir la sangre sigue el modelo de Axelrod. Podemos aprenderlo del trabajo de G. S. Wilkinson.

Los vampiros, como es bien sabido, se alimentan de sangre por las noches. No les resulta fácil encontrar su alimento, pero cuando lo logran, se dan un festín. Al llegar el alba, algunos individuos desafortunados vuelven sin haber comido, mientras que otros que han logrado encontrar una víctima tienen, probablemente, sangre de sobra. Otra noche la suerte puede cambiar. Por tanto, parece un caso prometedor de altruismo recíproco. Wilkinson descubrió que los individuos que habían tenido éxito donaban sangre, regurgitándola, a sus camaradas menos afortunados. De las 110 regurgitaciones registradas por Wilkinson, 77 podían interpretarse también como casos de madres

alimentando a sus crías; en otros casos eran parientes genéticos. Sin embargo, quedan algunos ejemplos entre vampiros no emparentados que comparten la sangre, casos en los que la expresión «la sangre es más espesa que el agua» no se ajustaría a los hechos. Es significativo que los individuos implicados tendían a compartir dormidero; tenían, por tanto, la oportunidad de interactuar repetidas veces con otros, como se requiere para el Dilema del Prisionero repetido. Pero ¿se daban los restantes requisitos para un Dilema del Prisionero? La matriz de ganancias de la figura D es lo que cabría esperar si así fuera.

¿Se ajusta realmente a esta tabla la economía de los vampiros? Wilkinson observó el ritmo al que los vampiros en ayunas perdían peso. A partir de esto calculó el tiempo que tardaría uno saciado en morir de hambre, otro en ayunas en morir de hambre y todos los tipos intermedios. Esto le permitió estimar la sangre en términos de horas de vida prolongada. Descubrió, y realmente no es sorprendente, que el ritmo de intercambio era distinto según el grado de ayuno del animal.

		Qué haces	
		Cooperar	**Desertar**
Qué hago	**Cooperar**	Bastante bien **RECOMPENSA** Yo consigo sangre en mis noches desafortunadas, lo que me salva de morir de hambre. Pero tengo que dar sangre en mis noches afortunadas, lo cual no me cuesta demasiado.	Muy mal **PAGO DEL INCAUTO** Yo pago el coste de salvar tu vida en mi noche afortunada. Pero en mi noche desafortunada tú no me alimentas y yo corro un grave riesgo de morir de hambre.
	Desertar	Muy bien **TENTACIÓN** Tú salvas mi vida en mi noche desafortunada. Pero entonces yo consigo el beneficio añadido de no tener que pagar el coste de alimentarte en mi noche afortunada.	Bastante mal **CASTIGO** Yo no tengo que pagar el coste de alimentarte en mis noches afortunadas. Pero corro un grave riesgo de morir de hambre en mis noches desafortunadas.

FIGURA D. Esquema de un vampiro donante de sangre: pagos de varios resultados

Una determinada cantidad de sangre aporta más horas a la vida de un vampiro muy famélico que a otro menos famélico. En otras palabras, aunque el acto de donar sangre aumenta las posibilidades de morir del donante, este aumento es pequeño comparado con el incremento de las posibilidades de supervivencia del receptor. Hablando en términos económicos, parece verosímil que la economía de los vampiros cumpla las reglas del Dilema del Prisionero. La sangre que el donante da es menos importante para ella (los

grupos sociales de vampiros son de hembras) que la misma cantidad para el receptor. En sus noches desafortunadas resultará enormemente beneficiado por una donación de sangre. Pero en sus noches afortunadas apenas resultaría beneficiado con negarse a donar sangre. Poder hacerlo significa, por supuesto, que los vampiros adoptaran algún tipo de estrategia Donde las Dan las Toman. Por tanto ¿se cumplen las demás condiciones para la evolución de la reciprocidad de Donde las Dan las Toman?

¿Pueden, en particular, reconocerse los vampiros como individuos? Wilkinson realizó un experimento con ejemplares cautivos demostrando que sí. La idea básica era separar durante la noche un animal y dejarle pasar hambre mientras los otros se alimentaban. El desafortunado era devuelto después al dormidero y Wilkinson se ponía en observación para ver si alguien le alimentaba. Repitió varias veces el experimento, alternando los ejemplares a los que se dejaba sin comer. El factor esencial era que esta población de vampiros cautivos estaba formada por dos grupos distintos, recogidos en cuevas separadas entre sí por muchos kilómetros. Si los vampiros son capaces de reconocer a sus amigos, el individuo en ayunas sólo recibirá alimento de los animales de su propia cueva.

Y esto es lo que sucedió. Se observaron trece casos de donación. En doce de ellos el donante era un «viejo amigo» de la víctima; sólo en un caso el vampiro famélico fue alimentado por un «nuevo amigo» que no procedía de su misma cueva. Por supuesto, pudo ser una coincidencia, pero hicimos el cálculo: el resultado fue una de cada 500 veces. Por lo tanto, puede llegarse a la conclusión de que los vampiros realmente tendían a alimentar a sus viejos amigos y no a los extraños de una cueva distinta.

Los vampiros están envueltos en leyendas. Para los devotos de la novela gótica victoriana son fuerzas oscuras de la noche, chupando los fluidos vitales, sacrificando una vida inocente tan sólo para calmar su sed. Combinado esto con otro mito Victoriano, el rojo de los dientes y de las uñas ¿no son los vampiros la encarnación misma de los temores más profundos sobre el mundo del gen egoísta? En cuanto a mí, soy escéptico sobre los mitos. Si queremos saber dónde está la verdad en cada caso particular, necesitamos de la observación. Lo que la doctrina darwiniana nos ofrece no son expectativas detalladas sobre un organismo en particular. Nos da algo más sutil y valioso: la comprensión del principio. Pero si los mitos deben existir, los hechos reales sobre los vampiros podrían constituir una historia mucho más moral. Para los vampiros no sólo la sangre es más espesa que el agua. Saltan por encima de esos lazos, formando relaciones perdurables en su hermandad de sangre. Los vampiros podrían ser la vanguardia de un nuevo mito, el mito de compartir, el de la cooperación mutualista. Podría anunciar la salutífera idea de que, incluso con genes egoístas al timón, los buenos chicos acaban primero.

XIII. EL LARGO BRAZO DEL GEN

Un desasosiego perturba el corazón de la teoría del gen egoísta. Es la tensión existente entre el gen y el cuerpo individual como agente fundamental de la vida. Tenemos, por un lado, la imagen seductora de los replicadores independientes de ADN, brincando como gamuzas, libres y sin trabas, a lo largo de las generaciones, unidos temporalmente en máquinas de supervivencia desechables, espirales inmortales, deshaciéndose de una infinita sucesión de seres mortales al avanzar hacia sus eternidades separadas. Por otro lado, miramos los propios cuerpos individuales y cada uno de ellos es, obviamente, una máquina coherente, integrada, inmensamente compleja, con una manifiesta unidad de propósito. Un cuerpo no *aparece* como el producto de una reunión laxa y temporal de agentes genéticos opuestos que apenas tienen tiempo de conocerse antes de embarcarse en el espermatozoide o el óvulo para la siguiente etapa de la gran diáspora genética. Tiene un cerebro provisto de una única mente que coordina una cooperativa de miembros y órganos sensoriales para conseguir un fin. El cuerpo se parece y se comporta como un impresionante agente por derecho propio.

En algunos capítulos de este libro hemos considerado al organismo individual como un agente que se esfuerza por maximizar su éxito en la transmisión de todos sus genes. Imaginamos a un individuo animal realizando complicados cálculos económicos de «como si» sobre los beneficios genéticos de los distintos modos de acción. En otros capítulos se presentaron los aspectos racionales desde el punto de vista de los genes. Sin mirar la vida con los ojos del gen no hay razón particular alguna por la que un organismo deba «cuidar» su éxito reproductor y el de sus parientes en lugar de, por ejemplo, atender a su propia longevidad.

¿Cómo resolveremos esta paradoja de los dos modos de mirar la vida? Mi modo de intentarlo se expresa en *The Extended Phenotype*, el libro que, más que ninguna otra cosa lograda en mi vida profesional, es mi orgullo y mi joya. Este capítulo constituye un breve resumen de los temas contenidos en dicho libro, aunque mejor sería que dejara de leer ahora y se pasara a *The Extended Phenotype*.

Desde mi visión sensible de la cuestión, la selección darwiniana no actúa directamente sobre los genes. El ADN está encapsulado en la proteína, envuelto en membranas, protegido del mundo e invisible a la selección natural. Si ésta quisiera elegir directamente las moléculas de ADN difícilmente encontraría un criterio a seguir. Todos los genes tienen el mismo aspecto, lo mismo que todas las cintas de grabación parecen iguales. Las diferencias importantes entre ellos emergen sólo en sus *efectos*. Esto suele significar efectos sobre el proceso del desarrollo embrionario y, por consiguiente, sobre la forma del cuerpo y el comportamiento. Los genes con éxito son aquellos que en el entorno influenciado por todos los demás genes dentro de un embrión protegido, ejercen efectos beneficiosos sobre dicho embrión. Beneficiosos significa que pueden permitir al embrión desarrollarse y convertirse en un adulto de éxito, un adulto que probablemente

se reproducirá y transmitirá esos mismos genes a futuras generaciones. La palabra técnica *fenotipo* se usa para designar la manifestación física de un gen, el efecto que, en comparación con sus alelos, tiene sobre el cuerpo vía desarrollo. El efecto fenotípico de un gen concreto puede ser, digamos, el color verde de los ojos. En la práctica, la mayoría de los genes tienen más de un efecto fenotípico; por ejemplo, ojos verdes y pelo rizado. La selección natural favorece algunos genes más que otros no por la misma naturaleza de éstos, sino por sus consecuencias, es decir, por sus efectos fenotípicos.

Los darwinistas han elegido en general para su estudio los genes cuyos efectos fenotípicos benefician, o penalizan, la supervivencia y la reproducción de todo el cuerpo. No han tendido a considerar los beneficios para el propio gen. Esta es, en parte, la razón por la cual la paradoja no suele hacerse sentir en el corazón de la teoría. Por ejemplo, un gen puede tener éxito mejorando la velocidad de carrera de un depredador. Todo el cuerpo de éste, incluyendo todos sus genes, tiene más éxito porque corre más deprisa. Su velocidad le ayuda a sobrevivir y tener hijos y, por consiguiente, se transmiten más copias de sus genes, incluyendo el de la velocidad en la carrera. Aquí la paradoja desaparece convenientemente, porque lo que es bueno para un gen lo es para todos.

¿Pero qué pasa si un gen ejerció un efecto fenotípico bueno para sí mismo pero malo para el resto de los genes del cuerpo? Esto no es un sueño. Se conocen casos de este tipo, por ejemplo, el intrincado fenómeno llamado impulso meiótico. Recordemos que la meiosis es ese tipo especial de división celular que reduce a la mitad el número de cromosomas y da lugar a espermatozoides u óvulos. La meiosis normal es una lotería totalmente aleatoria. De cada par de alelos, sólo uno de ellos será el afortunado que entre en un espermatozoide o un óvulo determinados. Pero la probabilidad es la misma para cualquiera de ellos y si sacamos un promedio con una gran cantidad de espermatozoides (u óvulos) resultará que la mitad de ellos contiene un alelo y la otra mitad el otro. La meiosis es como echarlo a cara o cruz, aunque este es un proceso físico sometido a la influencia de multitud de circunstancias: el viento, la fuerza con la que se tira la moneda, etc. La meiosis es, también, un proceso físico y los genes pueden influir sobre ella. ¿Qué sucede si surgió un gen mutante que no afectaba a algo obvio, como el color o el rizado del pelo, sino a la propia meiosis? Supongamos que modificaba la meiosis de tal manera que el propio gen mutante tenga más probabilidades de llegar al óvulo que su alelo. Hay genes de este tipo que perturban la segregación. Presentan una simplicidad diabólica. Cuando surge por mutación un gen de esta clase, se extiende inexorablemente a través de la población a expensas de su alelo. Esto es lo que se conoce como impulso meiótico. Se producirá aunque los efectos sobre el bienestar del cuerpo, y sobre el bienestar de todos los otros genes de dicho cuerpo, sean desastrosos.

A lo largo de este libro hemos alertado sobre la posibilidad de que organismos individuales «engañen» de muy sutiles maneras a sus compañeros sociales. Estamos hablando de genes individuales que engañan a otros genes con los que comparten un cuerpo. El genetista James Crow los llama genes «que vencen al sistema». Uno de los perturbadores de la segregación mejor conocido es el llamado gen *t* del ratón. Cuando un ratón tiene dos genes *t* muere en su juventud o es estéril. Por consiguiente, se dice que *t* es «letal» en homocigosis. Si un ratón macho tiene sólo un gen í será un individuo normal

y sano, excepto en un aspecto destacable: si examinamos sus espermatozoides veremos que hasta el 95% de ellos contienen genes í y sólo un 5% el alelo normal. Es evidente que se trata de una considerable desviación de la esperada proporción del 50%. Cada vez que consigue surgir por mutación un alelo *t* en una población salvaje, se propaga de inmediato y rápidamente, como un incendio en la maleza. ¿Cómo no, si tiene una enorme ventaja desleal en la lotería meiótica? Se dispersa tan rápidamente que pronto gran número de los individuos de la población heredan el gen *t* en dosis doble (es decir, de ambos progenitores). Estos individuos mueren o son estériles, y antes de que transcurra mucho tiempo es probable que toda la población esté a punto de extinguirse. Existen pruebas de que en el pasado poblaciones salvajes de ratones se han extinguido a consecuencia de epidemias de genes *t*.

No todos los perturbadores de la segregación tienen efectos secundarios tan destructivos como el gen *t*. Pero de cualquier modo, la mayoría posee al menos alguna consecuencia adversa; casi todos los efectos secundarios genéticos son adversos y una mutación nueva normalmente sólo se propaga si sus efectos malos se compensan con otros buenos. Si tanto unos como otros se aplican a todo el cuerpo, el efecto neto puede seguir siendo bueno para éste. Pero si los efectos malos actúan sobre el cuerpo y los buenos sólo sobre los genes, desde el punto de vista del cuerpo, el efecto neto es malo). A pesar de estos deletéreos efectos secundarios, si surge por mutación un trastorno en la segregación, seguramente tenderá a diseminarse por la población. La selección natural (que, después de todo, actúa a nivel génico) favorece los trastornos de la segregación aunque sus efectos al nivel del organismo individual sean probablemente malos.

Aunque los trastornos de la segregación existen, no son comunes. Podríamos preguntarnos por qué no lo son, que es otra forma de preguntar por qué el proceso de la meiosis es normalmente limpio, tan escrupulosamente imparcial como arrojar una moneda a cara o cruz. Veremos cómo la respuesta surge en cuanto hayamos entendido por qué existen los organismos.

El organismo individual es algo cuya existencia dan por sentada la mayoría de los biólogos, probablemente porque sus partes se agrupan de modo tan unido e integrado. Los interrogantes sobre la vida suelen ser preguntas sobre los organismos. Los biólogos se preguntan por qué los organismos hacen esto o aquello. Con frecuencia se preguntan por qué los organismos se reúnen formando sociedades. No se preguntan —y deberían hacerlo— por qué la materia viva se agrupa primero para formar organismos. ¿Por qué no sigue siendo el mar el campo de batalla primordial de los replicadores libres e independientes? ¿Por qué los viejos replicadores se reunieron para construir pesados robots y residir en ellos, y por qué esos robots —los cuerpos individuales, usted y yo— son tan grandes y complejos?

A muchos biólogos les resulta difícil incluso ver que aquí hay algo cuestionable. Es porque para ellos es secundario plantear sus preguntas al nivel del organismo individual. Algunos llegan a considerar al ADN como un dispositivo que los organismos utilizan para reproducirse a sí mismos, lo mismo que el ojo es el dispositivo utilizado para ver. Los lectores de este libro se darán cuenta que esta actitud constituye un error muy profundo. La verdad se abrirá paso estruendosamente en su cabeza. Se darán cuenta

asimismo de que la actitud alternativa, la visión de la vida por parte del gen egoísta, constituye por sí misma un gran problema. Ese problema —casi el inverso— es por qué existen los organismos individuales, especialmente en una forma tan grande y tan llena de propósitos coherentes que ha confundido a los biólogos haciéndoles invertir la verdad. Para resolver nuestro problema debemos comenzar liberando nuestra mente de las viejas actitudes que daban por sentado al organismo individual; de lo contrario estaremos eludiendo la cuestión. El instrumento con el que purgaremos nuestras mentes es la idea de lo que llamo el fenotipo ampliado. Es esto y lo que significa, lo que ahora voy a tratar.

Los efectos fenotípicos de un gen se ven normalmente como todos los efectos que tiene sobre el cuerpo en que se encuentra. Esta es una definición convencional. Pero veremos ahora que los efectos fenotípicos de un gen deben considerarse como *todos los efectos que tiene sobre el mundo.* Puede ser que los efectos de un gen, en realidad, resulten estar confinados a la sucesión de cuerpos en los que reside dicho gen. Pero si es así, será una realidad. No será simplemente algo que forme parte de nuestra definición. Recordemos a todo esto que los efectos fenotípicos de un gen son las herramientas con las que se catapulta a sí mismo hasta la siguiente generación. Y añadiré solamente que las herramientas pueden alargar su brazo más allá de la pared individual del cuerpo. ¿Qué significa en la práctica hablar de un gen que tiene un efecto fenotípico extendido al mundo exterior al cuerpo donde reside? Vienen a la mente ejemplos de artefactos como los diques de castor, el nido de las aves y las cápsulas de los tricópteros.

Los tricópteros, o frigáneas, son pequeños insectos de color pardo que nos pasan desapercibidos, pues vuelan torpemente por encima de los ríos. Esto sucede cuando son adultos. Pero antes de emerger a la fase adulta, pasan un período bastante largo en estadio de larvas que caminan por el fondo de las aguas. Dichas larvas son cualquier cosa menos inconspicuas. Se cuentan entre las criaturas más notables del planeta. Utilizando un cemento que ellas mismas producen, construyen con gran habilidad cápsulas alargadas con el material que recolectan del fondo de la corriente. Esta cápsula es una casa móvil que llevan consigo cuando andan, lo mismo que un caracol o un cangrejo ermitaño, excepto que el animal la fabrica en lugar de crecer o aposentarse en su interior. Algunas especies de tricópteros emplean palitos como material de construcción; otras fragmentos de hojas y otras trozos de conchas de caracol. Pero quizás las más espectaculares sean las fabricadas con piedrecitas. La larva las elige con gran cuidado, rechazando las que son demasiado pequeñas o excesivamente grandes para los huecos que van quedando; incluso dándoles vueltas hasta que encajan.

Pero, ¿por qué todo esto nos impresiona tanto? Si nos obligamos a pensar de modo imparcial, deberíamos estar más impresionados por la arquitectura del ojo de la larva de tricóptero, o de la articulación de sus patas que por la de la cápsula, que comparativamente es más modesta. Después de todo, el ojo y la articulación son mucho más complicados y «diseñados» que la cápsula. Pero, quizás porque ambos se desarrollaron de un modo análogo a nuestros ojos y a nuestras articulaciones, proceso constructivo que realizamos en el interior de nuestras madres, nos impresiona más, lógicamente, la cápsula.

Puesto que nos hemos apartado ya tanto de la cuestión principal no puedo resistirme a ir un poco más allá. Por mucho que nos impresionen las cápsulas de los tricópteros, paradójicamente nos sorprenden mucho menos que un logro análogo en animales más próximos a nosotros. Imaginemos los titulares si un biólogo marino descubriera una especie de delfín que tejiera grandes redes de pesca de intrincada malla, de diámetro equivalente a veinte veces la longitud del animal. Pues bien, las telas de araña nos parecen corrientes; las vemos más como una molestia en casa que como una de las maravillas del mundo. Y pensemos en el revuelo que se produciría si Jane Goodall regresara del río Gombe con fotografías de chimpancés construyendo sus propias casas, provistas de un buen tejado, aisladas y hechas con piedras seleccionadas unidas entre sí y sujetas con mortero. Pero las larvas de tricóptero, que hacen eso precisamente, sólo despiertan un interés pasajero. Suele decirse, como si sirviera de justificación para el empleo de este doble rasero, que las arañas y los tricópteros consiguen esas obras arquitectónicas por «instinto». Pero, ¿y qué? En cierto sentido eso lo hace todavía más impresionante.

Volvamos al argumento principal. La cápsula de las larvas de tricóptero, nadie lo pone en duda, es una adaptación desarrollada por la selección darwinana. Tuvo que ser favorecida por la selección, del mismo modo que, por ejemplo, el caparazón duro de las langostas. Es una cubierta protectora para el cuerpo. Como tal, significa una ventaja para todo el organismo y todos sus genes. Pero hemos aprendido a considerar los beneficios para el organismo como incidentales en lo que respecta a la selección natural. Los beneficios que realmente cuentan resultan de aquellos genes que confieren a la concha sus propiedades protectoras. En el caso de la langosta, así suele ser. Es evidente que el caparazón forma parte de su cuerpo? Pero, ¿qué sucede con la cápsula de las larvas de tricóptero?

La selección natural favoreció los genes de los tricópteros ancestrales que hacían que su poseedor construyera cápsulas eficaces. Los genes actuaron sobre la conducta, influyendo probablemente sobre el desarrollo embrionario del sistema nervioso. Pero lo que el genetista ve realmente es el efecto de los genes sobre la forma y otras características de la cápsula. El genetista reconoce genes «para» la forma de ésta, del mismo modo que hay genes, por ejemplo, para la forma de la pierna. Hay que admitir que nadie ha estudiado realmente la genética de la construcción de dichas cápsulas. Para hacerlo habría que guardar un cuidadoso registro genealógico del cruce entre estos tricópteros en cautividad, y cruzarlos resulta difícil. Pero no es necesario estudiar genética para convencerse de que, al menos una vez, hubo genes que influyeron en las diferencias entre las cápsulas de tricópteros. Todo lo que se necesita es un motivo suficiente para creer que dicha cápsula es una adaptación darwiniana. En tal caso tuvo que haber genes controlando sus variaciones, pues la selección no puede producir adaptaciones a menos que haya diferencias hereditarias entre las que seleccionar.

Aunque los genetistas puedan pensar que es una idea estrambótica, para nosotros tiene sentido hablar de genes «para» la forma de la cápsula, el tamaño de las piedrecillas, la dureza de la piedra, etc. Cualquier genetista que ponga objeciones a este lenguaje tendría que ponerlas también, para ser consecuente, a referirse a genes para el color de los

ojos, genes para los guisantes rugosos, etc. Un motivo por el que la idea puede parecer estrambótica, en el caso de las piedrecillas, es que éstas no son material vivo. Además, la influencia de los genes sobre las propiedades de las piedrecillas parece especialmente indirecta. Un genetista diría que donde los genes influyen directamente es sobre el sistema nervioso, que actúa de intermediario en la conducta de elección de piedrecillas, no sobre éstas. Pero invito a esos genetistas a examinar con cuidado lo que significa hablar de genes que ejercen una influencia sobre un sistema nervioso. Todos los genes, en efecto, influyen de forma directa sobre la síntesis de las proteínas. La influencia de un gen sobre un sistema nervioso o, para aquel otro caso, sobre el color de los ojos o la rugosidad del guisante, es *siempre* indirecta. El gen determina una secuencia de proteínas que influye sobre X, que influye sobre Y, que influye sobre Z, que a su vez, eventualmente, influirá sobre la rugosidad de la semilla o las conexiones celulares del sistema nervioso. La cápsula de los tricópteros es sólo la extensión de una secuencia de este tipo. La dureza de las piedrecillas es un efecto fenotípico *extendido* de los genes del insecto. Si es perfectamente legítimo decir que un gen afecta a la rugosidad de un guisante o el sistema nervioso de un animal (como creen todos los genetistas), es igualmente legítimo hablar de que un gen afecta a la dureza de las piedrecillas de la cápsula de una larva de tricópteros. Una idea sorprendente, ¿no es verdad? Pero el razonamiento es impecable.

Ya estamos listos para el siguiente paso en el argumento: los genes de un organismo tienen efectos fenotípicos extendidos sobre el cuerpo de otro organismo. Las cápsulas de los tricópteros nos ayudaron a dar el paso anterior: la concha de los caracoles nos ayudarán en este. La concha desempeña el mismo papel para el caracol que la cápsula para la larva de tricóptero. La secretan las propias células del animal, así que un genetista convencional se sentiría feliz de hablar de genes «para» cualidades de la concha, tales como su espesor. Pero sucede que los caracoles parasitados por ciertas especies de trematodos tienen una concha más gruesa. ¿Qué puede significar este engrosamiento? Si los caracoles parasitados tienen conchas más delgadas que los normales, lo explicaríamos como un evidente efecto debilitador en la constitución del molusco. Pero, ¿una concha *más gruesa*? Es probable que proteja mejor al caracol. En realidad, parece como si el parásito estuviera ayudando a su huésped mejorando su concha. ¿Es así?

Debemos meditar con más cuidado. Si la concha más gruesa es realmente mejor para el caracol, ¿por qué no la tiene en los restantes casos? Es probable que la respuesta tenga un cariz económico. La construcción de una concha es costosa para el caracol. Requiere energía. Se necesitan calcio y otros productos químicos que deben extraerse de un alimento trabajosamente conseguido. Si no se gastaran en la fabricación de la sustancia para la concha, todos estos recursos podrían emplearse en cualquier otra cosa, como por ejemplo ampliar la descendencia. Un caracol que gaste muchos recursos construyéndose una concha de espesor adicional habrá creado más seguridad para su propio cuerpo. Pero, ¿a costa de qué? Puede vivir más tiempo, pero tendrá menor éxito reproductivo y puede que no transmita sus genes. Entre los que dejará de transmitir están los que construyen conchas de mayor espesor. En otras palabras, una concha lo mismo puede ser muy gruesa que demasiado delgada (esto de forma más obvia). Así, cuando un

trematodo incita al caracol a secretar una concha gruesa no le está haciendo ningún favor, salvo que el parásito corra con el coste económico de ese engrosamiento. Y podemos apostar con certeza a que no está siendo tan generoso. El trematodo ejerce alguna influencia química oculta sobre el molusco que obliga a éste a alejarse de su propio espesor «preferido» de la concha. Puede que prolongue su vida, pero no está ayudando a sus genes.

¿Qué saca el trematodo de todo esto? ¿Por qué lo hace? Mi conjetura es la siguiente. Tanto los genes del caracol como los del parásito se benefician de la supervivencia del cuerpo del molusco, en igualdad de las restantes condiciones. Pero supervivencia no equivale a reproducción y es probable que exista un compromiso. Mientras que es evidente que los genes del caracol se benefician de la reproducción de éste, no sucede lo mismo con los del parásito. Esto se debe a que un trematodo no tiene una expectativa concreta de que sus genes se alojen en la descendencia del actual huésped. Puede que así sea, pero podría suceder que fueran los de cualquier otro trematodo rival. Admitiendo que la longevidad del caracol se ha de adquirir al precio de cierta pérdida del éxito reproductivo por parte del molusco, los genes del trematodo estarán «contentos» de obligar al otro a pagar el coste, pues a ellos no les interesa la reproducción del caracol en sí. Los genes de éste, por otro lado, no están contentos de pagar ese precio, ya que su futuro a largo plazo depende de la reproducción del caracol. Por ese motivo, aventuro que los genes del parásito ejercen una influencia sobre las células secretoras de la concha del caracol, influencia que les beneficia a ellos mismos, pero que resulta onerosa para los genes de su huésped. Esta teoría es susceptible de comprobación, aunque hasta la fecha no ha sido sometida a ensayo.

Ahora estamos en condiciones de generalizar la lección de los tricópteros. Si tengo razón en lo que están haciendo los genes del trematodo, la consecuencia es que podemos hablar legítimamente de genes del parásito que influyen sobre el cuerpo del caracol, exactamente en el mismo sentido en que los genes de caracol influyen sobre su cuerpo. Es como si los genes se extendieran por fuera de su «propio» cuerpo y manipularan el mundo exterior. Lo mismo que en el caso de las larvas de tricópteros, este lenguaje puede turbar a los genetistas. Están acostumbrados a que los efectos de un gen se limiten al cuerpo en que residen. Pero de nuevo, como en el caso de los tricópteros, al mirar con mayor detenimiento lo que quieren decir los genetistas cuando dicen que un gen tiene «efectos», se demuestra que su turbación está fuera de lugar. Sólo tenemos que aceptar que el cambio en la concha del caracol es una adaptación del trematodo. Si es así, tiene lugar por selección darwiniana de los genes del parásito. Hemos demostrado que los efectos fenotípicos de un gen pueden extenderse no sólo a objetos inanimados, como las piedrecillas, sino también a «otros» cuerpos vivos.

La historia de los caracoles y de los tremátodos es sólo el principio. Desde hace mucho tiempo se sabe que los parásitos de todo tipo ejercen influencias fascinantemente insidiosas sobre sus huéspedes. Un protozoo microscópico parásito perteneciente al género *Nosema,* que infecta las larvas de los escarabajos de la harina, ha «descubierto» el modo de fabricar un producto químico muy especial para estos coleópteros. Lo mismo que otros insectos, estos escarabajos poseen una hormona, la hormona juvenil, que hace

que las larvas se mantengan como tales. El cambio normal del estado larvario al adulto se desencadena cuando la larva deja de producir dicha hormona. El parásito *Nosema* ha conseguido sintetizar (obtener un análogo químico muy parecido a) esta hormona. Millones de protozoos se agrupan para producir en masa la hormona juvenil en el cuerpo de la larva, evitando así que se transforme en adulto. En su lugar, continúa creciendo hasta convertirse en una larva gigante que pesa más del doble que un adulto. No sirven para propagar los genes del escarabajo, pero son el cuerno de la abundancia para los parásitos. El gigantismo de las larvas de coleópteros es un efecto fenotípico extendido de los genes de protozoos.

He aquí ahora un caso que provoca más ansiedad freudiana que los escarabajos de Peter Pan: la castración parasitaria. Una criatura llamada *Sacculina* parásita a los cangrejos. Está emparentada con los percebes y tiene el aspecto de una planta parásita. Desarrolla un elaborado sistema de raíces que penetran en los tejidos del desgraciado cangrejo, chupando nutrientes de su cuerpo. Probablemente no sea accidental que entre los primeros órganos que ataca estén los testículos o los ovarios; reserva así para más tarde los órganos que el cangrejo necesita efectivamente para sobrevivir, no para reproducirse. El parásito castra así al huésped. Lo mismo que un buey de engorde, el cangrejo castrado retrae energía y recursos de la reproducción y los dedica a su propio cuerpo: una excelente cosecha para el parásito a expensas de la reproducción del huésped. Es casi la misma historia que aventuré para *Nosema* en el escarabajo de la harina y para el trematodo en el caracol. En los tres casos, si admitimos que los cambios en el huésped son adaptaciones darwinianas en beneficio del parásito, deben considerarse como efectos fenotípicos extendidos de los genes del parásito. Los genes, pues, se extienden fuera de su «propio» cuerpo para influir sobre los fenotipos de otros cuerpos.

Los intereses de los genes del parásito y los del huésped pueden coincidir en gran medida. Desde el punto de vista del gen egoísta podemos pensar que *ambos,* los genes del trematodo y los del caracol, son «parásitos» en el cuerpo de este último. Ambos ganan rodeados de la misma concha protectora, aunque difieran en sus «preferencias» sobre el espesor de dicha concha. Esta divergencia surge, fundamentalmente, del hecho de que el método de abandonar el cuerpo del caracol y penetrar en otro es diferente. Para los genes del molusco, el método de salida son los espermatozoides o los óvulos del caracol. Para los del trematodo es muy diferente. Sin entrar en detalles (ya que resultan demasiado complicados), lo que interesa es que no abandonan el cuerpo con los espermatozoides o los óvulos del huésped.

Sugiero que la cuestión más importante que puede plantearse acerca de cualquier parásito es esta: ¿se transmiten sus genes a las generaciones futuras a través de los mismos vehículos que los genes del huésped? Si no es así, es previsible que perjudique a éste de un modo u otro. Pero en caso afirmativo, el parásito hará todo lo posible para ayudar al huésped, no sólo a sobrevivir, sino también a reproducirse. En el tiempo evolutivo, puede que deje de ser parásito, que coopere con él y que llegue a fundirse con sus tejidos, resultando totalmente irreconocible como parásito. Puede ser, que nuestras células hayan realizado hace mucho ese proceso: todos somos reliquias de antiguos parásitos fusionados.

Veamos lo que sucede cuando los genes del parásito y los del huésped comparten una salida común. Unos escarabajos xilófagos, que taladran la madera, (pertenecientes a la especie *Xyleborus ferrugineus)* son parasitados por bacterias que no sólo viven en el cuerpo del huésped, sino que utilizan sus huevos como medio de transporte para acceder a un nuevo huésped. Por consiguiente, los genes de tales parásitos resultan beneficiados casi exactamente por las mismas circunstancias futuras que los del huésped. Puede esperarse que ambas series de genes «vayan juntas» por las mismas razones que todos los genes de un individuo se transmiten normalmente juntos. Es irrelevante que algunos sean «genes de escarabajo» y otros «genes de bacterias». Ambos están «interesados» en la supervivencia del coleóptero y en la propagación de sus huevos, pues ambos «ven» en dichos huevos su pasaporte hacia el futuro. Por lo tanto, los genes bacterianos comparten un destino común con los del huésped y, según mi interpretación, cabría esperar que las bacterias cooperaran con sus escarabajos en todos los aspectos de la vida.

Esa «cooperación» es pacífica y el servicio que prestan a los escarabajos no podría ser más íntimo. Estos coleópteros son haplodiploides, lo mismo que las abejas y las hormigas (véase el capítulo X). Si un óvulo es fertilizado por un macho, siempre se desarrolla dando una hembra. Un óvulo sin fertilizar se convierte en macho. En otras palabras, los machos no tienen padre. Los óvulos que los producen se desarrollan de modo espontáneo sin que haya penetrado un espermatozoide. Pero, a diferencia de los óvulos de las abejas y las hormigas, los de este escarabajo necesitan ser penetrados por *algo.* Ahí es donde aparecen las bacterias. Activan los huevos sin fertilizar, provocando su desarrollo para dar lugar a escarabajos machos. Estas bacterias son, por supuesto, ese tipo de parásitos que, como antes indicaba, dejarían de serlo para convertirse en mutualistas, precisamente porque se transmiten con los huevos del huésped, junto con los genes «propios» de éste. En última instancia, su «propio» cuerpo probablemente desaparecerá, fusionándose por completo con el del «huésped».

Hay una escala muy reveladora que encontramos todavía hoy entre diversas especies de hidras, pequeños animales sedentarios, provistos de tentáculos, parecidos a las anémonas de mar. Sus tejidos tienden a ser parasitados por algas. En las especies *Hydra vulgaris* e *Hydra attenuata* las algas constituyen auténticos parásitos que les provocan enfermedades. Por el contrario, en *Chlorohydra viridissima,* las algas nunca faltan en los tejidos de las hidras y son una contribución útil a su bienestar, proporcionándoles oxígeno. Ahora viene lo interesante. Como no podía por menos que esperarse, en *Chlorohydra* las algas se transmiten a la siguiente generación por medio de los huevos de la hidra. En las otras dos especies no. Los intereses de los genes del alga y los de *Chlorohydra* coinciden. Ambos están interesados en hacer cuanto esté en su mano para aumentar la producción de huevos de la hidra. Pero los genes de las otras dos especies de hidra no están «de acuerdo» con los de sus algas. Aunque no en la misma medida. Ambas series de genes pueden tener interés en que sobrevivan los cuerpos de sus respectivas hidras, pero sólo los genes de la hidra se preocupan por la reproducción de la hidra. Así pues, algunas algas actúan como parásitos debilitantes en lugar de evolucionar hacia una cooperación benigna. La clave, repitámoslo, está en que un parásito cuyos

genes aspiran al mismo destino que los de su huésped llega a compartir todos sus intereses, hasta el momento en que deja de actuar parasitariamente.

El destino, en este caso, significa generaciones futuras. Los genes de *Chlorohydra* y los del alga, los genes del escarabajo y los de la bacteria, alcanzan el futuro sólo por la vía de los huevos del huésped. Por consiguiente, cualesquiera que sean los «cálculos» que puedan hacer los genes parásitos sobre una política óptima, en cualquier departamento de la vida, convergerán exactamente, o casi exactamente, con la misma política óptima resultante de «cálculos» similares efectuados por los genes del huésped. En el caso del caracol y el trematodo parásito, decidimos que sus espesores preferidos de concha diferían. En el caso del escarabajo y su bacteria, el huésped y la bacteria están de acuerdo en preferir la misma longitud de ala o cualesquiera de las otras características del cuerpo del escarabajo. Podemos predecirlo sin saber exactamente para qué pueden usar los escarabajos sus alas, o cualquier otra cosa. Podemos hacerlo simplemente a partir de nuestro razonamiento de que los genes del insecto y los de la bacteria harán todo lo necesario para controlar los mismos sucesos futuros, sucesos favorables para la propagación de los huevos del escarabajo.

Podemos tomar este argumento en sus conclusiones lógicas y aplicarlo a genes normales, «propios». Nuestros propios genes cooperan entre sí, no porque sean *nuestros,* sino porque comparten la misma salida —espermatozoide u óvulo— en el futuro. Si algún gen de algún organismo, como el humano, pudiera descubrir una manera de propagarse que no dependiera de la ruta convencional a través de espermatozoides u óvulos, la tomaría y sería menos cooperativo. Así aprovecharía otra serie diferente de futuras salidas de otros genes del cuerpo. Ya hemos visto ejemplos de genes que modifican la meiosis a su favor. Quizás los haya también que han roto los «canales adecuados» de espermatozoide/óvulo y se aventuran como pioneros por rutas laterales.

Existen fragmentos de ADN no incorporados a cromosomas, que flotan libremente y se multiplican en el contenido líquido de las células, en especial de las bacterianas. Circulan bajo diferentes nombres, como viroides o plásmidos. Un plásmido es todavía más pequeño que un virus y normalmente consta de sólo unos pocos genes. Algunos son capaces de acoplarse sin costuras a un cromosoma. Tan lisa es la zona de incorporación que no puede verse la unión: el plásmido no se distingue de cualquier otra parte del cromosoma. Más tarde, los mismos plásmidos pueden volver a separarse. Esta capacidad del ADN de cortar y pegar, de saltar fuera y dentro de los cromosomas sin la menor vacilación, es uno de los hechos más emocionantes que han salido a la luz desde que se publicó la primera edición de este libro. Las pruebas actuales de los plásmidos pueden considerarse, en efecto, como una hermosa confirmación de las conjeturas que se formulan al final de la página 182 (que en su momento parecían algo arriesgadas). Desde ciertos puntos de vista no importa si estos fragmentos se originaron como parásitos invasores o como rebeldes escindidos. Su comportamiento probable será el mismo. Para insistir en este punto, voy a hablar de un fragmento desligado.

Consideremos un fragmento rebelde de ADN humano, capaz de separarse de su propio cromosoma, flotando libremente en la célula, quizás multiplicándose para dar varias copias y, después, uniéndose a otro cromosoma. ¿Qué rutas alternativas no

ortodoxas hacia el futuro podría explotar un replicador rebelde de esta naturaleza? Constantemente nos desprendemos de células de nuestra piel; buena parte del polvo de nuestras casas está formado por estas células desprendidas. Por eso podemos estar respirando en todo momento células de otra persona. Si desliza un dedo por la parte interior de su boca, arrastrará cientos de células vivas. Los besos y las caricias de los amantes transfieren multitud de células en ambas direcciones. Un fragmento de ADN rebelde cabalgaría sobre cualquiera de ellas. Si los genes pueden descubrir una grieta en una vía no ortodoxa a través de otro cuerpo (junto, o en lugar de la ruta ortodoxa del espermatozoide y el óvulo), podemos esperar que la selección natural favorezca su oportunismo y lo mejore. En cuanto a los métodos precisos que utilizan, no hay razón para suponer que fueran diferentes a las maquinaciones de los virus, demasiado predecibles para un teórico del gen egoísta/fenotipo extendido.

Cuando tenemos un resfriado o un catarro, solemos pensar que los síntomas son productos secundarios de la actividad de los virus. Pero en algunos casos parece más probable que hayan sido deliberadamente causados por el virus para ayudarse a viajar de uno a otro huésped. No contento con ser expulsado a la atmósfera en el curso de la respiración, el virus nos hace estornudar para salir expulsado de manera explosiva. El virus de la rabia se transmite a través de la saliva cuando un animal muerde a otro. En los perros. uno de los síntomas de la enfermedad es que un animal normalmente tranquilo y amistoso se vuelve feroz y mordedor, echando espuma por la boca. Además, en lugar de quedarse dentro de un radio de un par de kilómetros de su casa, como los perros normales, se vuelve un incansable vagabundo, propagando el virus a gran distancia. Incluso se ha sugerido que el conocido síntoma hidrofóbico estimula al perro a expulsar de su boca la espuma húmeda, y con ella el virus. No sé de ninguna prueba directa de que las enfermedades de transmisión sexual incrementen la libido de quien las padece, aunque supongo que valdría la pena estudiarlo.

Es cierto que al menos hay un presunto afrodisíaco, que se obtiene de las cantáridas, del que se dice que actúa induciendo una comezón... y provocar comezón en las personas es precisamente algo que los virus hacen muy bien.

Lo importante al comparar el ADN humano rebelde y los virus parásitos es que realmente no existe diferencia significativa alguna entre ellos. Los virus pueden muy bien haberse originado corno colecciones de genes desprendidos. Si se quiere establecer alguna distinción, tendrá que ser entre genes que pasan de un cuerpo a otro a través de la ruta ortodoxa de los espermatozoides o los óvulos, y genes que lo hacen por medio de rutas no ortodoxas, «laterales». Ambas clases pueden incluir genes que se originaron como genes cromosómicos «propios». Y ambas clases pueden incluir también genes que se originaron como parásitos invasores externos. O quizás, todos los genes cromosómicos «propios» deberían considerarse como parásitos mutuos. La diferencia importante entre ambas clases de genes radica en las circunstancias divergentes a partir de las cuales se benefician en el futuro. Un gen del virus del resfriado y un gen cromosómico humano desprendido están mutuamente de acuerdo en «querer» que el huésped estornude. Un gen cromosómico ortodoxo y un virus de transmisión venérea están de acuerdo en desear que el huésped copule. Resulta una idea intrigante el deseo de ambos de que el huésped sea

sexualmente atractivo. Más aún: un gen cromosómico ortodoxo y un virus que se transmite en el interior del huevo del huésped estarán de acuerdo en desear que éste tenga éxito, no sólo en el cortejo sino en cualquier otro aspecto de su vida; que sea un progenitor cariñoso y que incluso llegue a ser abuelo.

Las larvas de tricóptero viven dentro de sus cápsulas y los parásitos que hemos visto hasta ahora lo hacen en el interior de sus huéspedes. Los genes, pues, están físicamente próximos a sus efectos fenotípicos extendidos, tanto como lo están, por lo general, a sus fenotipos convencionales. Pero los genes pueden actuar a distancia; los fenotipos ampliados pueden extenderse a una gran distancia. Una de las mayores que se me ocurren abarca todo un lago. Lo mismo que la tela de araña o la cápsula de un tricóptero, la presa de un castor se cuenta entre las auténticas maravillas del mundo. No está del todo claro cuál es su propósito darwiniano, pero ciertamente alguno debe haber para que los castores dediquen tanto tiempo y energía a construirla. El lago creado sirve, probablemente, para proteger la vivienda contra los depredadores. Proporciona también un canal navegable adecuado para viajar y transportar troncos. Los castores aprovechan la flotación por el mismo motivo que las compañías madereras canadienses usan los ríos y los comerciantes carboneros del siglo XVIII utilizaban los canales. Cualquiera que sean sus beneficios, la presa de un castor es un elemento llamativo y característico del paisaje. Es un fenotipo, no menor que los dientes o la cola del animal, y ha evolucionado bajo la influencia de la selección darwiniana. Ésta tiene que haber obligado a actuar la variación genética. Aquí la elección debe haber sido entre lagos buenos y menos buenos. La selección favoreció aquellos genes de castor que construían buenos lagos para el transporte de árboles, lo mismo que favorecía los genes que hacían dientes para cortarlos. Los lagos de castores son efectos fenotípicos extendidos de los genes del animal, cuyo largo brazo puede alcanzar varios cientos de metros. !Realmente una gran distancia!

Los parásitos tampoco necesitan vivir dentro de los huéspedes: sus genes pueden expresarse en éstos y a distancia. El polluelo de cuco no vive dentro de petirrojos u otros pájaros, no chupa su sangre ni devora sus tejidos, pero no tenemos inconveniente en clasificarlo como parásito. Las adaptaciones del cuco para manipular el comportamiento de los padres adoptivos puede considerarse una acción fenotípica extendida a distancia por parte de los genes del cuco.

Es fácil sentir simpatía hacia los padres adoptivos, embaucados para incubar los huevos del cuco. Los coleccionistas humanos de huevos también han sido engañados por el gran parecido de los huevos del cuco a los de la especie parasitada (diferentes razas de hembras de cuco se especializan en diferentes especies huéspedes). Lo que resulta difícil de entender es la conducta que, más avanzada la estación, presentan los padres adoptivos hacia los jóvenes cucos, casi ya cubiertos del todo por plumas. Estos son mucho más grandes que sus «padres»; a veces incluso de manera grotesca. Estoy viendo la fotografía de un acentor común adulto, tan pequeño en comparación con su monstruoso hijo adoptivo que tiene que subirse a su espalda para poder alimentarle. Aquí sentimos menos simpatía por el huésped. Nos maravillamos ante su estupidez, de su credulidad. Cualquier tonto sería capaz de ver que hay algo que no funciona con un hijo como este.

Creo que los polluelos de cuco deben hacer algo más que simplemente «embaucar» a sus huéspedes, algo más que pretender ser lo que no son. Parece que actúan sobre el sistema nervioso del huésped como una droga que provoca hábito. No resulta tan difícil de comprender, incluso para quienes no tienen experiencia con estas drogas. Un hombre puede excitarse, e incluso tener una erección, a causa de la fotografía impresa de un cuerpo femenino. No se le ha «embaucado» haciéndole creer que el modelo impreso es realmente una mujer. Sabe que únicamente está mirando tinta sobre un papel, pero su sistema nervioso responde como lo haría ante una mujer real. Podemos encontrar irresistible la atracción de un miembro concreto del sexo opuesto, aunque el mejor juicio de nuestra conciencia nos diga que la relación con esa persona no interesa a largo plazo. Lo mismo puede suceder con la atracción irresistible de determinados alimentos nocivos. Es probable que el acentor no sea consciente de sus intereses a largo plazo; así que resulta más fácil entender que su sistema nervioso pueda encontrar irresistibles ciertos tipos de estimulación.

El fondo rojo del pico abierto de un polluelo de cuco resulta tan tentador que no es extraño que los ornitólogos observen un pájaro alimentando a uno de ellos que está en un nido ¡que no es el suyo! Puede darse el caso de un pájaro en vuelo hacia su nido llevando comida para sus polluelos. De pronto, ve la enorme mancha roja de la boca de un polluelo de cuco en el nido de cualquier otra especie. Se desvía hasta allí y deposita en la boca del parásito el alimento que iba destinado a sus propios hijos. La «teoría de la irresistibilidad» cuadra perfectamente con los puntos de vista de antiguos ornitólogos alemanes, que afirmaban que los padres adoptivos se comportaban como «adictos» y que los nidos con cucos eran su «vicio». Hay que admitir que este tipo de lenguaje no disfruta demasiado de los favores de algunos experimentadores modernos. Pero no hay duda de que si suponemos que la boca abierta del cuco constituye un poderoso superestímulo parecido a una droga, resulta mucho más fácil explicar el hecho. Es mucho más sencillo sentir lástima por el comportamiento del diminuto padre adoptivo encaramado al dorso del hijo. No es estúpido. «Embaucado» no es la palabra correcta. Es que su sistema nervioso está siendo controlado de manera tan irresistible como si fuera un indefenso drogadicto, o como si el cuco fuera un científico colocando electrodos en su cerebro.

Pero aun sintiendo más simpatía personal hacia los manipulados progenitores adoptivos, seguiremos preguntándonos por qué la selección natural permitió a los cucos semejante comportamiento. ¿Por qué no han desarrollado los sistemas nerviosos de los huéspedes resistencia hacia la droga de la garganta roja? Puede que la selección no haya tenido todavía tiempo de obrar. Quizás los cucos han comenzado a parasitar a sus huéspedes actuales hace pocos siglos, y dentro de otros pocos se verán obligados a hacerlo con otras especies. Existen pruebas que apoyan esta teoría. Pero no puedo por menos de sentir que debe haber algo más.

En la «carrera armamentista» evolutiva entre cucos y las especies hospedantes hay algo así como una deslealtad incorporada cuyo resultado es un coste desigual de los fracasos. Cada polluelo de cuco desciende de una larga línea de otros ancestrales, cada uno de los cuales debe haber logrado manipular a sus padres adoptivos. Cualquiera de ellos que perdiera, aunque fuera de modo transitorio, el dominio sobre su huésped habría

muerto. Pero cada padre adoptivo desciende de una larga línea de antepasados, muchos de los cuales no vieron un cuco en su vida. Y aquellos que tuvieron uno en el nido pudieron sucumbir o sobrevivir y criar a la siguiente temporada una nueva nidada. Lo importante es que existe una asimetría en el coste del fracaso. Los genes para el fracaso ante el sometimiento a esclavitud por un cuco pueden transmitirse fácilmente de una generación a otra de petirrojos o acentores comunes. Los genes para el fracaso al esclavizar a padres adoptivos no pueden transmitirse a lo largo de las generaciones de cucos. Esto es lo que quiero decir con «deslealtad incorporada» y «asimetría en el coste del fracaso». Todo esto se resume en una de las fábulas de Esopo: «El conejo corre más deprisa que el zorro porque lo hace para salvar su vida, mientras que el zorro sólo corre detrás de la comida». Mi colega John Krebs y yo lo hemos designado con el nombre de «principio de vida/comida».

Debido al principio de vida/comida, los animales pueden comportarse a veces de un modo que no redunde en su propio interés, al ser manipulados por otro. En realidad, y en cierto sentido, sí están actuando por su propio bien: lo esencial del principio de vida/comida es que teóricamente podrían resistir la manipulación, pero que hacerlo sería demasiado costoso. Quizás para resistir la manipulación del cuco se necesiten unos ojos o un cerebro más grandes, lo que supondría costes adicionales. Los rivales con tendencia genética a resistir la manipulación tendrían menos éxito a la hora de transmitir sus genes, debido al coste económico de su resistencia.

Pero otra vez volvemos a mirar la vida desde el punto de vista del organismo individual más que desde el de sus genes. Cuando hablábamos de tremátodos y caracoles, nos acostumbramos a la idea de que los genes de un parásito podrían tener efectos fenotípicos sobre el cuerpo del huésped, exactamente de la misma manera que los genes de cualquier animal ejercen efectos fenotípicos sobre su «propio» cuerpo. Demostramos que la mera idea de un cuerpo «propio» era un supuesto intencionado. En un sentido, todos los genes de un cuerpo son genes «parásitos», los llamemos o no a todos ellos genes «propios» del cuerpo. Los cucos salieron a colación como ejemplo de parásitos que no viven en el interior del cuerpo de sus huéspedes. Manipulan a éstos en gran medida del mismo modo que los parásitos internos y, como hemos visto, dichas manipulaciones pueden ser tan poderosas e irresistibles como cualquier hormona o droga interna. Como en el caso de los endoparásitos, deberíamos repetir todo el tema en términos de genes y fenotipos extendidos.

En la carrera armamentista evolutiva entre cucos y huéspedes, los avances en cada uno de las bandos adoptaron la forma de mutaciones genéticas surgidas y favorecidas por la selección natural. Aunque se trate del pico abierto del cuco actuando como una droga sobre el sistema nervioso del huésped, debió originarse como una mutación genética. Ésta actuó a través de su efecto; por ejemplo, sobre el color y la forma del interior de la garganta del joven cuco. Pero éste no fue ni siquiera su efecto más inmediato. Su efecto más inmediato tuvo lugar sobre sucesos químicos invisibles dentro de las células. El propio efecto de los genes sobre el color y la forma del interior de la garganta es indirecto. Y esto es lo importante. El efecto de los genes del cuco sobre el comportamiento de los padres adoptivos es sólo un poco más indirecto. Exactamente en

el mismo sentido en que podemos hablar de que los genes del cuco tienen efectos (fenotípicos) sobre el color y la forma de la garganta, podemos decir que tienen también efectos (fenotípicos extendidos) sobre el comportamiento del huésped. Los genes parásitos pueden tener efectos sobre los cuerpos huéspedes no sólo cuando el parásito vive dentro del huésped, donde puede manipular con medios químicos directos, sino cuando está lejos de él manipulándole a distancia. Efectivamente, como vamos a ver, incluso las influencias químicas pueden actuar fuera del cuerpo.

Los cucos son seres notables y muy instructivos. Pero los insectos pueden superar casi cualquiera de los milagros que se producen entre los vertebrados. Tienen la ventaja de ser muchos más; mi colega Robert May ha observado acertadamente que «con una buena aproximación, todas las especies son insectos». Los insectos «cucos» no pueden ni contarse, ya que son muy numerosos y su hábito se ha reinventado con mucha frecuencia. Algunos de los ejemplos que vamos a ver van más allá del familiar parasitismo de los cucos y satisfacen las mayores fantasías que puedan haberse imaginado en *The Extended Phenotype.*

Un cuco deposita su huevo y desaparece. Algunas hormigas cuco hembras hacen sentir su presencia de un modo mucho más notable. No suelo emplear muy a menudo los nombres latinos, pero *Buthriomyrmex regicidus* y *B. decapitans* hacen historia. Ambas especies son parásitas de otras hormigas. En todas las hormigas, por supuesto, las crías no son alimentadas normalmente por los padres, sino por las obreras; así pues, son éstas a las que el «cuco» debe manipular. Un primer paso de gran utilidad es disponer de la propia madre de las obreras, con su tendencia a producir una progenie competidora. En estas dos especies, sólo la reina parásita se introduce en el nido de otra especie. Busca allí la reina huésped y se monta sobre su dorso mientras lleva a cabo tranquilamente, citando la macabra descripción de Edward Wilson, «el único acto para el que está notablemente especializada: cortar lentamente la cabeza de su víctima». La asesina es entonces adoptada por las obreras huérfanas, que atienden sus huevos y larvas. Algunas de ellas se transforman a su vez en obreras, que poco a poco sustituyen a las de la especie original en el nido. Otras se transforman en reinas y escapan para buscar nuevos pastos y reales cabezas aún sin cortar.

Pero cortar cabezas ya es un cierto trabajo y los parásitos no están acostumbrados a trabajar si pueden obligar a otros a hacerlo por ellos. Mi personaje favorito en *The Insect Societies,* de Wilson, es *Monomorium santschii.* Esta especie ha perdido la casta de las obreras en el curso de la evolución. Las huéspedes realizan por ellas todo el trabajo. Por orden de la reina parásita invasora, se encargan de la muerte o el asesinato de su propia madre. La usurpadora no necesita utilizar sus mandíbulas. Utiliza el control de la mente. El modo como lo hace es un misterio; probablemente emplea un producto químico, pues los sistemas nerviosos de las hormigas suelen estar muy sintonizados con ellos. Si su arma es, en efecto, de naturaleza química, constituye una droga más insidiosa que ninguna otra conocida por la ciencia. Pensemos en cómo actúa. Invade el cerebro de la obrera, toma las riendas de sus músculos, la retrae de sus profundamente inculcadas tareas y la vuelve contra su propia madre. Para las hormigas, el matricidio es un acto de locura genética especial y desde luego la droga que las impulsa a hacerlo debe ser

formidable. En el mundo del fenotipo extendido no hay que preguntar cómo beneficia la conducta del animal a sus genes, sino a qué genes beneficia.

No resulta sorprendente que las hormigas sean explotadas por los parásitos, no sólo por otras hormigas, sino por un asombroso zoológico de parásitos especialistas. Las hormigas obreras arrastran un rico flujo de alimentos desde una amplia zona de recogida hasta el almacén central, blanco de los pedigüeños. Las hormigas son también buenos agentes de vigilancia: están bien armados y son numerosos. Podría considerarse que los áfidos del capítulo X pagan con néctar el alquiler de guardaespaldas profesionales. Ciertas especies de mariposas viven su fase de oruga dentro de hormigueros. Algunas son auténticos saqueadores. Otras ofrecen algo a las hormigas a cambio de protección. A menudo van literalmente erizadas de armas para manipular a los protectores. La oruga de una mariposa llamada *Thisbe irenea* posee un órgano productor de sonido en la cabeza para llamar a las hormigas y un par de canalones telescópicos cerca del extremo posterior, por los que exuda un néctar. Sobre los hombros lleva otro par de toberas que lanzan andanadas más sutiles. Parece que su secreción no es alimentaria, sino una poción volátil de enorme impacto sobre el comportamiento de las hormigas. La que cae bajo su influencia comienza a brincar en el aire. Sus mandíbulas se abren, se vuelve agresiva y ataca con mucha más facilidad de lo normal, mordiendo y picando cualquier objeto en movimiento. Excepto, curiosamente, a la oruga responsable de esos efectos. Además, una hormiga sometida a esta influencia puede entrar en un estado llamado de «fijación» en el que se vuelve inseparable de su oruga durante un período de varios días. Lo mismo que los áfidos, pues, la oruga emplea hormigas como guardaespaldas, aunque lo hace mejor. Mientras que los áfidos dependen de la agresión normal de las hormigas contra los predadores, la oruga administra una droga que incrementa esa agresión y que parece también crear el hábito de dicha fijación.

He elegido ejemplos extremos. Pero de mil maneras más modestas, la naturaleza rebosa de animales y plantas que manipulan a otros seres de la misma o diferente especie. En todos los casos en que la selección natural ha favorecido genes para la manipulación, es admisible hablar de que esos mismos genes tienen efectos (fenotípicos extendidos) sobre el cuerpo del organismo manipulado. No importa en qué cuerpo resida físicamente un gen. El blanco de su manipulación puede ser el mismo cuerpo u otro distinto. La selección natural favorece aquellos genes que manipulan el mundo para garantizar su propia propagación. Esto conduce a lo que he llamado el Teorema Central del Fenotipo Extendido: *La conducta de un animal tiende a maximizar la supervivencia de los genes «para» dicha conducta, estén o no esos genes en el cuerpo del animal particular que la practica.* Lo escribí dentro del contexto del comportamiento animal; pero el teorema podría aplicarse, desde luego, al color, al tamaño, a la forma o a cualquier otra característica.

Por último, es tiempo de volver al problema con el que comenzamos: la tensión entre el organismo individual y el gen como candidatos rivales para el papel principal en la selección natural. En anteriores capítulos supuse que no había problema alguno porque la reproducción individual era equivalente a la supervivencia del gen. Supuse que era lo mismo afirmar que «el organismo trabaja para propagar todos sus genes» o que «los

genes trabajan para forzar una sucesión de organismos que les propaguen». Me parecían dos formas equivalentes de expresar lo mismo y que las palabras a elegir eran una mera cuestión de gusto. Pero, de algún modo, la tensión permanece.

Una manera de resolver todo el asunto es utilizar los términos «replicador» y «vehículo». Las unidades fundamentales de selección natural, las cosas básicas que sobreviven o no, que forman linajes de copias idénticas con mutaciones aleatorias ocasionales, se llaman replicadores. Las moléculas de ADN son replicadores. Por razones a las que llegaremos, se reunieron en grandes máquinas comunales de supervivencia o «vehículos». Los vehículos que mejor conocemos son los cuerpos individuales, como el nuestro propio. Un cuerpo, por lo tanto, no es un replicador, sino un vehículo. Debo hacer hincapié en esto, pues es un aspecto que se ha visto mal interpretado. Los vehículos no se replican a sí mismos; trabajan para propagar sus replicadores. Los replicadores no se comportan, no perciben el mundo, no capturan presas ni huyen ante los depredadores; construyen vehículos que hacen todas esas cosas. Para gran parte de sus objetivos, conviene a los biólogos centrar su atención al nivel del vehículo. Para otros, les es mejor hacerlo al nivel del replicador. El gen y el organismo individual no son rivales por un mismo papel estelar en la obra darwiniana. Están contratados para papeles diferentes, complementarios y en muchos aspectos igualmente importantes: el de replicador y el de vehículo.

La terminología replicador/vehículo es útil en varios sentidos. Por ejemplo, aclara la controversia sobre el nivel al que actúa la selección natural. Superficialmente puede parecer lógico situar la «selección individual» sobre una especie de escala de niveles de selección, a mitad de camino entre la «selección génica» defendida en el capítulo III y la «selección de grupo» criticada en el capítulo VII. La «selección individual» parece situarse vagamente a medio camino entre ambos extremos y muchos biólogos y filósofos se han dejado seducir por esta vía fácil y la han tratado como tal. Pero ahora podemos ver que no es tan fácil. Podemos ver que el organismo y el grupo de organismos son auténticos rivales para desempeñar el papel de vehículo en la historia, pero que ninguno de ellos es *candidato* al papel de replicador. La controversia entre «selección individual» y «selección de grupo» es una controversia real entre vehículos alternativos. La controversia entre selección individual y selección génica no es tal, pues el gen y el organismo son candidatos a papeles diferentes y complementarios en la historia: el de replicador y el de vehículo.

La rivalidad entre el organismo individual y el grupo de organismos por el papel de vehículo, al ser real, es susceptible de resolución. La manera es, en mi opinión, la victoria decisiva para el organismo individual. El grupo es una entidad demasiado insípida. Un rebaño de ciervos, una familia de leones o una manada de lobos tienen una cierta coherencia rudimentaria, y unidad de propósito. Pero esto no es nada en comparación con la coherencia y la unidad de propósito del cuerpo de un león, un lobo o un ciervo. Que esto es así es algo ampliamente aceptado, pero *¿por qué* es verdad? De nuevo pueden sernos útiles los fenotipos extendidos y los parásitos.

Hemos visto que cuando los genes de un parásito colaboran entre sí, pero oponiéndose a los genes del huésped (que cooperan todos juntos con *cada uno),* se debe a

que las dos series de genes tienen diferentes métodos de abandonar el vehículo compartido, el cuerpo del huésped. Los genes del caracol abandonan dicho vehículo a través de los espermatozoides y los óvulos. Puesto que todos los genes de caracol apuestan por igual a cada espermatozoide y cada óvulo, y puesto que todos participan en la misma meiosis imparcial, todos ellos cooperan para el bien común y, en consecuencia, tienden a hacer del cuerpo del caracol un vehículo coherente y con un propósito definido. La razón real por la que un trematodo se diferencia del huésped, la razón por la que no fusiona sus propósitos y su identidad con los propósitos y la identidad del huésped, es que los genes del trematodo no comparten con los del caracol el método para abandonar el vehículo común, y tampoco comparten la lotería meiótica del caracol; tienen la suya propia. Por lo tanto, hasta ese punto y sólo hasta ahí, los dos vehículos permanecen separados como un caracol y un trematodo reconocible como distinto en su interior. Si los genes del trematodo se transmitieran con los óvulos y los espermatozoides del caracol, ambos cuerpos se habrían transformado en una única carne. Puede que no fuéramos siquiera capaces de decir que antes hubo allí dos vehículos.

Los organismos individuales «aislados», como nosotros mismos, constituyen la materialización última de muchas de esas fusiones. El grupo de organismos —la bandada de aves, la manada de lobos— no se fusiona en un único vehículo debido, precisamente, a que los genes de la bandada o de la manada no comparten un método común de salir del vehículo presente. Para estar seguros, las manadas deben generar manadas hijas, pero los genes de la manada parental no pasan a estas últimas en un único recipiente en el que todos participen por igual. No todos los genes de una manada de lobos pasarán en el futuro por los mismos sucesos. Uno puede fomentar su propio bienestar futuro favoreciendo a su propio lobo individual a expensas de otros lobos. Por consiguiente, un individuo lobo es un vehículo digno de tal nombre. La manada no lo es. Hablando genéticamente, la razón de esto es que todas las células, salvo seis, tienen en el cuerpo del lobo los mismos genes, mientras que en lo que respecta a esas seis células, todos los genes tienen las mismas posibilidades de estar en cualquiera de ellas. Pero las células de una *manada* de lobos no tienen los mismos genes, ni tienen las mismas posibilidades de estar en las células de las submanadas que se originen. Tienen todas las de ganar luchando contra los rivales en otros cuerpos de lobo (aunque en realidad la manada es, probablemente, un grupo familiar lo que mitigará las disputas).

La cualidad esencial que necesita una entidad para convertirse en un eficaz vehículo de genes, es la siguiente. Debe tener un canal de salida imparcial hacia el futuro para todos los genes que lleva dentro de sí. Esto es cierto en un lobo individual. El canal es el delgado chorro de espermatozoides u óvulos que fabrica durante la meiosis. No es cierto para la manada. Los genes tienen algo que ganar en la promoción egoísta del bienestar de sus propios cuerpos individuales a expensas de otros genes de la manada de lobos. Una colmena, al enjambrar, parece reproducirse mediante gemación amplia, como una manada de lobos. Pero si observamos con mayor cuidado, vemos que, en lo que respecta a los genes, su destino está ampliamente compartido. El futuro de los genes del enjambre se aloja, al menos en gran medida, en los ovarios de una reina. He aquí por qué —otra

manera de expresar el mensaje de anteriores capítulos— la colonia de abejas se parece y se comporta como un vehículo aislado y auténticamente integrado.

En cualquier lugar donde encontremos esa vida, va realmente reunida en vehículos discretos y de propósito individual, tal como lobos y colmenas. Pero la doctrina del fenotipo extendido nos ha enseñado que no es necesario que así sea. Fundamentalmente, todo lo que tenemos derecho a esperar de nuestra teoría es un campo de batalla de replicadores dando empellones, maniobrando, luchando por un futuro en el futuro genético. Las armas con las que luchan son efectos fenotípicos, efectos químicos inicialmente directos en células, pero también, eventualmente, plumas y colmillos; e incluso efectos más remotos. Es indudable que estos efectos fenotípicos se han agrupado en vehículos discretos, cada uno con sus genes disciplinados y ordenados ante la perspectiva de un embotellamiento de espermatozoides y óvulos que se proyectan en túnel hacia el futuro. Pero no se trata de un hecho que hay que dar por sentado. Es un hecho a cuestionar y a admirar por derecho propio. ¿Por qué se agrupan en grandes vehículos, cada uno con una ruta genética de salida? ¿Por qué los genes eligen agruparse y crear un cuerpo grande para sí mismos donde vivir? En *The Extended Phenotype* intento elaborar una respuesta a este difícil problema. Aquí sólo puedo esbozar una parte de dicha respuesta; aunque, como podría esperarse después de siete años, ahora puedo ir un poco más allá.

Dividiré la cuestión en tres partes. ¿Por qué los genes se agrupan en células? ¿Por qué las células se agrupan en los cuerpos pluricelulares? ¿Y por qué los cuerpos adoptan lo que llamaré un ciclo vital de «embotellado»?

Primero, por tanto, ¿por qué los genes se agrupan en células? ¿Por qué esos antiguos replicadores renuncian a la desdeñosa libertad del caldo primigenio y se enjambran en enormes colonias? ¿Por qué cooperan? Podemos tener parte de la respuesta viendo cómo las modernas moléculas de ADN cooperan en las plantas químicas que son las células vivas. Las moléculas de ADN fabrican proteínas. Estas, a su vez, actúan como enzimas, catalizando reacciones químicas particulares. A menudo una única reacción química no basta sintetizar un producto final útil. En una planta farmacéutica humana, la síntesis de un producto químico útil requiere una línea de producción. El producto inicial no puede transformarse directamente en el producto final deseado. Hay que sintetizar en estricta secuencia una serie de pasos intermedios. Gran parte de la inventiva de un investigador químico se destina al descubrimiento de vías de intermediarios factibles entre los productos químicos de salida y los productos finales deseados. De la misma manera, no es habitual que los enzimas aislados de una célula viva consigan por sí mismos la síntesis de un producto final útil a partir de un producto químico dado. Se necesita toda una serie de enzimas, uno para catalizar la transformación de la materia prima en el primer intermediario, otro para catalizar la transformación del primer intermediario en el segundo, y así sucesivamente.

Cada uno de estos enzimas es fabricado por un gen. Si se precisa una secuencia de seis enzimas para una ruta de síntesis particular, deben estar presentes los seis necesarios genes para fabricarlos. Pero es muy probable que existan dos vías alternativas para llegar al mismo producto final, necesitando cada una seis enzimas diferentes y sin nada que

elegir fuera de las dos. Este tipo de cosas se producen en las fábricas químicas. La vía elegida puede ser un accidente histórico o una cuestión más o menos elaborada, planificada por un químico. En la química de la naturaleza, la elección no será nunca, como es evidente, deliberada. En lugar de ello, se producirá por selección natural. Pero, ¿cómo puede ver la selección natural que ambas vías no están mezcladas y que emergen grupos cooperantes de genes compatibles? Casi de igual modo como sugerí con mi analogía de los remeros alemanes e ingleses (capítulo V). Lo importante es que un gen para una etapa en la vía 1 prosperará en presencia de genes para otras etapas de la vía 1, pero no en presencia de genes de la vía 2. Si la población ya está dominada por genes para la vía 1, la selección favorecerá otros genes para la vía 1 y penalizará los genes para la vía 2. Y viceversa. Por tentador que sea, resulta positivamente erróneo hablar de que los genes para seis enzimas de la vía 2 son seleccionados «como un grupo». Cada uno es seleccionado como un gen egoísta separado, pero sólo prospera en presencia del apropiado conjunto de otros genes.

Actualmente, la cooperación entre genes se realiza en el interior de las células. Debe haber comenzado como una cooperación rudimentaria entre moléculas autorreplicadoras en el caldo primordial (o cualquier medio primigenio que hubiera). Quizás las paredes celulares surgieron como un dispositivo para mantener juntos productos químicos útiles y evitar su dispersión. Muchas de las reacciones químicas en la célula continúan en realidad en la fábrica de membranas; una membrana actúa como una cinta transportadora combinada con una rejilla portatubos de ensayos. Pero la cooperación entre genes no se limita a la bioquímica celular. Las células se unieron (o dejaron de separarse después de la división celular) para formar cuerpos pluricelulares.

Esto nos lleva a la segunda de mis tres cuestiones. ¿Por qué se unieron las células, por qué los pesados robots? He aquí otra cuestión sobre cooperación. Pero el dominio se ha desplazado desde el mundo de las moléculas a una escala mucho mayor. Los cuerpos pluricelulares son demasiado grandes para el microscopio. Pueden convertirse incluso en elefantes o ballenas. Ser grande no es necesariamente bueno: la mayoría de los organismos son bacterias y muy pocos son elefantes. Pero cuando se han completado las vías de hacer vida que están abiertas a los pequeños organismos, aún quedan prósperos seres vivos para construir organismos mayores. Los organismos grandes, por ejemplo, pueden devorar a los más pequeños y evitar ser devorados por ellos.

La ventaja de estar en un club de células no se limita al tamaño. Cada una de ellas puede especializarse, volviéndose más eficiente y llevando a cabo una tarea particular. Las células especialistas sirven a otras células del club y ellas mismas se benefician de la eficiencia de otras especialistas. Si hay muchas, algunas pueden especializarse como sensores para detectar la presa; otras como nervios para transmitir el mensaje; otras como urticantes para paralizar a su víctima; las musculares para mover los tentáculos que la capturan; las secretoras para disolverla y otras más para absorber los jugos resultantes. No debemos olvidar que, al menos en cuerpos modernos, como el nuestro, las células son un clon. Todas contienen los mismos genes, aunque distintos genes determinen la transformación en los distintos especialistas. Los genes de cada tipo celular benefician

directamente a sus propias copias en la minoría de células especializadas en la reproducción, las de la línea germinal inmortal.

Así que, ahora, la tercera cuestión. ¿Por qué los cuerpos participan en el ciclo vital «embotellado»?

Para empezar ¿qué entiendo por embotellamiento? No importa las células que pueda haber en el cuerpo de un elefante, éste comenzó su vida como una única célula, un óvulo fertilizado. Este óvulo es un estrecho cuello de botella que durante el desarrollo embrionario se ensancha hasta producir los trillones de células de un elefante adulto. Y no importa cuántas células haya ni cuántos tipos especializados cooperen para llevar a cabo la inimaginablemente compleja tarea de hacer funcionar a un elefante adulto: los esfuerzos de todas esas células convergen hacia el objetivo final de volver a producir células aisladas, espermatozoides u óvulos. El elefante no sólo tiene su principio en un célula aislada, un óvulo fertilizado. Su final, y eso significa su objetivo o producto final, es la producción de células sencillas, óvulos fertilizados de la siguiente generación. El ciclo vital del enorme y voluminoso elefante comienza y finaliza en un punto estrecho de un embotellamiento, un cuello de botella. Esto es característico del ciclo vital de todos los animales pluricelulares y de la mayoría de las plantas. ¿Por qué? ¿Qué significa? No podemos responder sin analizar cómo sería la vida sin ello.

Es útil imaginarse dos especies hipotéticas de algas llamadas fuco-botella y alga-ostentosa. La segunda crece en el mar en forma de series de ramas amorfas. De vez en cuando la rama se rompe y el agua la arrastra. Las roturas pueden producirse en cualquier punto de la planta y los fragmentos pueden ser grandes o pequeños. Lo mismo que sucede con los esquejes en un jardín, son capaces de crecer iguales a la planta original. Deshacerse de porciones de la propia planta es el método de reproducción de la especie. Como podrá observar, no es realmente distinto de su método de crecimiento, excepto en que las partes que crecen se separan físicamente del resto.

Fuco-botella tiene el mismo aspecto y crece de la misma forma desordenada. Sin embargo, hay una diferencia crucial. Se reproduce desprendiéndose de esporas unicelulares que van a la deriva por el mar y dan lugar a nuevas plantas. Estas esporas son células iguales a cualquier otra de la planta. Como en el caso de alga-ostentosa, no hay nada de sexo. Las hijas de una planta constan de células clones de las células de la planta madre. La única diferencia entre las dos especies es que alga-ostentosa se reproduce mediante porciones de sí misma con un número indeterminado de células, mientras que fuco-botella lo hace con porciones unicelulares.

Imaginándonos estas dos especies de plantas hemos acertado en una de las diferencias esenciales entre un ciclo de vida embotellado y otro que no lo es. Fuco-botella se reproduce exprimiéndose cada generación a través de un cuello de botella de una única célula. Alga-ostentosa lo hace partiéndose en dos. Difícilmente puede decirse que posee una «generación» discreta o que consiste en «organismos» discretos. ¿Qué pasa con fuco-botella? Voy a decirlo, pero ya podemos ver algún indicio de por dónde irá la respuesta. ¿No parece que fuco-botella tiene un sentido «organimista», más discreto?

Como hemos visto, alga-ostentosa se reproduce del mismo modo que crece. En realidad apenas se reproduce. Por el contrario, fuco-botella hace una clara distinción

entre crecimiento y reproducción. Hemos acertado con la diferencia, pero ¿cuál es? ¿Qué significado tiene? ¿Cuál es su importancia? He meditado mucho tiempo en ello y creo conocer la respuesta (de hecho, que fue más difícil deducir que había una pregunta que encontrar la respuesta). Dicha respuesta puede dividirse en tres partes; las dos primeras conciernen a la relación entre evolución y desarrollo embrionario.

En primer lugar, pensemos en el problema del desarrollo de un órgano complejo a partir de uno simple. No es necesario limitarse a las plantas; a este nivel de argumentación puede que sea mejor pasar a los animales, porque poseen órganos evidentemente más complejos. Tampoco hay que pensar en términos de sexo; reproducción sexual *versus* asexual sería salirse del tema. Podemos imaginar a nuestros animales reproduciéndose mediante el envío de esporas asexuales, células sencillas que, mutaciones aparte, son todas genéticamente idénticas entre sí y a las restantes células del cuerpo.

Los complejos órganos de un animal avanzado, como un ser humano o una cochinilla, han evolucionado mediante pasos graduales a partir de órganos más sencillos de sus antepasados. Pero esos órganos ancestrales no se transformaron, literalmente, en los órganos descendientes, como un herrero convierte una espada en una reja de arado. No sólo *no lo hicieron.* Quiero insistir en que en la mayoría de los casos no *pudieron* hacerlo. Sólo hay una cantidad limitada de cambio a alcanzar por transformación directa al estilo de «la espada y la reja de arado». Los cambios realmente radicales se consiguen sólo «retrocediendo a la mesa de dibujo», volviendo al diseño previo y comenzando de nuevo. Cuando los ingenieros vuelven a la mesa de dibujo y crean un nuevo diseño no se desprenden, necesariamente, de las ideas del diseño antiguo. Pero lo que no intentan hacer es deformar literalmente el antiguo objeto físico en otro nuevo. El antiguo está demasiado entroncado en la historia. Puede que se consiga, a base de golpes, convertir la espada en la reja de un arado, pero intentemos transformar en la herrería un motor de hélice en otro de propulsión a chorro. No se puede. Habrá que dejar el de hélice y volver a la mesa de dibujo.

Los seres vivos, por supuesto, no fueron diseñados nunca sobre el tablero de dibujo. Pero también se remontan a unos orígenes. Comienzan con cada nueva generación. Cada nuevo organismo empieza como una simple célula y crece de nuevo. Hereda las *ideas* del diseño ancestral en forma de un programa de ADN, pero no los órganos físicos de sus antecesores. No hereda el corazón de sus padres y lo *remodela* en uno nuevo (y posiblemente mejorado). Comienza como una célula sencilla y produce, a partir de ella, un nuevo corazón, utilizando el mismo programa de diseño que el corazón de sus padres, al que puede añadir alguna mejora. La conclusión ya empieza a quedar clara. Una cosa importante del ciclo vital «embotellado» es que hace posible el equivalente a volver a la mesa de dibujo.

El embotellamiento del ciclo vital tiene una segunda consecuencia, relacionada con la anterior. Proporciona un «calendario» que puede utilizarse para regular el proceso de la embriología. En un ciclo vital embotellado, cada nueva generación recorre más o menos la misma serie de eventos. El organismo comienza como una célula sencilla. Crece por división celular y se reproduce desprendiéndose de células hijas. Es probable que muera,

aunque esto es menos importante de lo que nos parece a los mortales; en lo que concierne a esta discusión, el final del ciclo se alcanza cuando el organismo actual se reproduce y comienza un nuevo ciclo generacional. Aunque en teoría el organismo podría reproducirse en cualquier momento durante su fase de crecimiento, es de presumir que hay un instante óptimo para dicha reproducción. Los organismos que desprenden esporas cuando son demasiado jóvenes, o excesivamente viejos, acabarán con menos descendientes que sus rivales, que entonces se fortalecerán, emitiendo una cantidad masiva de esporas en la flor de la vida.

El argumento camina hacia la idea de un ciclo vital estereotipado que se repite con regularidad. No sólo cada generación comienza con un cuello de botella unicelular. Tiene también una fase de crecimiento — «infancia» — de duración bastante fija. Esa duración fija, el estereotipo, de la fase de crecimiento hace posible que cosas concretas sucedan en momentos concretos durante el desarrollo embrionario, como si estuvieran gobernadas por un calendario estrictamente observado. En grado variable en los diferentes tipos de criaturas, las divisiones celulares acaecidas durante el desarrollo se producen siguiendo una secuencia rígida, una secuencia recurrente en cada repetición del ciclo vital. Cada célula tiene su propia localización, su propio instante de aparición en la lista de las divisiones celulares. En algunos casos es tan preciso que los embriólogos pueden nombrar cada una de las células y puede decirse que una determinada célula en un organismo individual tiene su equivalente exacto en otro organismo.

Así, el ciclo de crecimiento estereotipado proporciona un reloj, o calendario, con el que pueden dispararse los sucesos embriológicos. Pensemos cómo nosotros mismos utilizamos los ciclos de la rotación diaria de la Tierra, y su circunnavegación anual alrededor del Sol, para estructurar y ordenar nuestras vidas. De la misma manera, los ritmos de crecimiento repetidos indefinidamente que imponen un ciclo vital embotellado se utilizarán —parece casi inevitable— para ordenar y estructurar la embriología.

Pueden conectarse y desconectarse genes concretos en momentos concretos, porque el calendario del ciclo crecimiento/cuello de botella garantiza que *hay* tal cosa en ese momento concreto. Una regulación tan bien sintonizada de la actividad génica es un requisito previo para la evolución de embriologías capaces de dominar complejos tejidos y órganos. La precisión y la complejidad del ojo de un águila o del ala de una golondrina no podrían emerger sin las reglas horarias de lo que debe aparecer y en qué momento.

La tercera consecuencia de la historia de la vida embotellada es genética. Aquí nos vuelve a servir el ejemplo de fuco-botella y alga-ostentosa. Volvamos a suponer, para mayor sencillez, que ambas especies se reproducen asexualmente y pensemos cómo pueden evolucionar. La evolución requiere un cambio genético, una mutación. Ésta puede suceder en el curso de cualquier división celular. En alga-ostentosa los linajes celulares avanzan en paralelo, al contrario que en fuco-botella. Cada rama que se desprende y va a la deriva es pluricelular. Por consiguiente, es muy posible que dos células de una hija sean parientes más lejanas que las células de la planta madre (por «parientes» entiendo literalmente primos, nietos, etc. Las células tienen líneas claras de descendencia y estas líneas están ramificadas, por lo que pueden emplearse palabras como primo segundo para designar determinadas células del cuerpo). En este aspecto

fuco-botella se diferencia de forma notable de alga-ostentosa. Todas las células de la planta hija descienden de una única espora; por tanto, las células de cualquier planta dada son primas más cercanas entre sí que de cualquier célula de otra planta.

La diferencia entre ambas especies tiene importantes consecuencias genéticas. Pensemos en un gen recién mutado, primero en alga-ostentosa y después en fuco-botella. En alga-ostentosa, la nueva mutación puede aparecer en cualquier célula, en cualquier rama de la planta. Ya que las plantas hijas se producen por gemación, los descendientes lineales de las células mutantes pueden encontrarse compartiendo plantas hijas y plantas nietas con células no mutadas, que son primas lejanas suyas. En fuco-botella, por su parte, el antecesor común más reciente de todas las células de la planta no es más viejo que la espora que originó el inicio embotellado de la planta. Si esa espora contenía el gen mutante, todas las células de la nueva planta lo contendrán. Si no, tampoco. Las células de fuco-botella serán más uniformes genéticamente dentro de las plantas que en alga-ostentosa (dada alguna mutación inversa ocasional). En fuco-botella, la planta individual constituirá una unidad con una identidad genética y merecerá el nombre de individuo. Las plantas de alga-ostentosa tendrán menos identidad genética y tendrán menos derecho al nombre de «individuo» que sus correspondientes de fuco-botella.

No se trata de una cuestión de terminología. Con las mutaciones, dentro de una planta de alga-ostentosa las células no tendrán todas el mismo interés genético. Un gen de un alga ostentosa ganará fomentando la reproducción de su célula. No necesariamente lo hará favoreciendo la reproducción de su planta «individual». La mutación hará poco probable que las células dentro de una planta sean genéticamente idénticas, por lo que no colaborarán entre sí con entusiasmo para fabricar órganos y nuevas plantas. La selección natural elegirá entre células más que entre «plantas». En fuco-botella, por el contrario, es probable que todas las células dentro de una planta tengan los mismos genes, porque sólo mutaciones muy recientes podrían dividirlos. Por consiguiente, colaborarán felices en la fabricación de máquinas de supervivencia eficaces. Las células en plantas diferentes tienen más probabilidades de tener genes diferentes. Después de todo, las células que han pasado a través de distintos cuellos de botella pueden distinguirse por todas las mutaciones, salvo las más recientes, y eso significa la mayoría. En consecuencia, la selección natural juzgará plantas rivales, no células rivales como en alga-ostentosa. Podemos esperar, por tanto, ver evolucionar órganos y estrategias que sirvan a toda la planta.

De paso, y estrictamente para aquellos que tienen un interés profesional, diremos que existe aquí una cierta analogía con el argumento sobre la selección de grupo. Podemos considerar al organismo individual como un «grupo» de células. Puede hacerse intervenir una forma de selección de grupo, siempre que se encuentren medios para incrementar la proporción de la variación entre-grupos y la variación dentro-del-grupo. El hábito reproductor de fuco-botella tiene exactamente el efecto de aumentar esta proporción; el de alga-ostentosa tiene justamente el efecto contrario. Existen también similitudes, que pueden resultar reveladoras, pero que no voy a explorar aquí, entre «embotellado» y otras dos ideas que han dominado este capítulo. En primer lugar, la idea de que los parásitos colaborarán con los huéspedes hasta el punto que sus genes pasarán a

la siguiente generación en las mismas células reproductoras que los genes del huésped, estrujándose a través del mismo cuello de botella. Y en segundo lugar, la idea de que las células de un cuerpo reproductor sexual cooperan entre sí porque la meiosis es escrupulosamente imparcial.

Resumiendo, hemos visto tres razones por las que una historia embotellada de la vida tiende a fomentar la evolución del organismo como un vehículo discreto y unitario. Las tres pueden etiquetarse, respectivamente, como «volver a la mesa de dibujo», «ciclo temporalmente ordenado» y «uniformidad celular». ¿Cuál fue primero, el embotellamiento del ciclo vital o el organismo discreto? Me gustaría pensar que evolucionaron de modo conjunto. Y efectivamente, sospecho que la característica definitoria esencial de un organismo individual *es* que se trata de una unidad que comienza y acaba como un cuello de botella unicelular. Si los ciclos vitales sufren un embotellamiento, el material viviente parece estar ligado a su confinamiento en organismos unitarios discretos. Y cuando más material viviente se encajone en máquinas de supervivencia discretas, más concentrarán las células de dichas máquinas de supervivencia sus esfuerzos sobre la clase de células destinadas a transbordar sus genes compartidos a través del cuello de botella hasta la siguiente generación. Los dos fenómenos, ciclos vitales embotellados y organismos discretos, van cogidos de la mano. Al evolucionar cada uno de ellos, refuerza al otro. Los dos se realzan mutuamente, como la espiral de sentimientos de una mujer y un hombre durante el avance de su relación amorosa.

The Extended Phenotype es un libro largo y sus argumentos no pueden resumirse fácilmente en un capítulo. Me he visto obligado a adoptar aquí un estilo condensado, bastante intuitivo e incluso impresionista. De cualquier forma, espero haber conseguido trasmitir lo esencial del argumento.

Me permitiré acabar con un breve manifiesto, un resumen de toda la visión gen egoísta/fenotipo extendido de la vida. Es una perspectiva, repito, que se aplica a cualquier ser viviente del universo. La unidad fundamental, el primer impulsor de la vida, es el replicador. Un replicador es cualquier cosa del universo de la que se hacen copias. Los replicadores se generan, en primer lugar, por casualidad, por el empujón aleatorio de pequeñas partículas. Una vez existe el replicador, es capaz de generar una serie indefinidamente grande de copias de sí mismo. Sin embargo, ningún proceso de copia es perfecto y la población de replicadores acabará conteniendo algunas variedades que difieren entre sí. Algunas de dichas variedades habrán perdido la capacidad de autorreplicación. Otras seguirán haciéndolo, pero de forma menos eficiente. Otras más se encontrarán en posesión de nuevos trucos: se han vuelto mejores autorreplicadores que sus antecesores y contemporáneos. Son sus descendientes los que dominarán la población. Al pasar el tiempo, el mundo se llena de los replicadores más poderosos e ingeniosos.

De modo gradual van descubriéndose maneras más elaboradas de ser un buen replicador. Los replicadores no sólo sobreviven en virtud de sus propias propiedades intrínsecas sino también por sus consecuencias sobre el mundo. Estas pueden ser bastante

indirectas. Todo lo necesario es que, eventualmente, dichas consecuencias, por tortuosas o indirectas que sean, regresen y afecten el éxito del replicador para copiarse a sí mismo.

El éxito que un replicador tiene en el mundo depende del tipo de mundo que haya, es decir, de las condiciones preexistentes. Entre las condiciones más importantes estarán los otros replicadores y sus consecuencias. Lo mismo que los remeros ingleses y alemanes, los replicadores que son mutuamente beneficiosos predominarán en presencia de los otros. En cierto punto de la evolución de la vida en nuestro planeta, esta conspiración de replicadores mutuamente compatibles comenzó a formalizarse en la creación de vehículos discretos: células y, más tarde, cuerpos pluricelulares. Los vehículos que desarrollaron un ciclo de vida embotellado prosperaron y se volvieron más discretos y parecidos a vehículos.

Este empaquetamiento de materia viva en vehículos discretos se convirtió en una característica tan destacada y dominante que, cuando los biólogos aparecieron en escena y comenzaron a plantear cuestiones acerca de la vida, sus preguntas se centraron en la mayoría de los casos en los vehículos, en los organismos individuales. El organismo individual fue el primero en llegar a la conciencia de los biólogos, mientras que los replicadores —conocidos ahora como genes— se consideraron una parte de la maquinaria utilizada por los organismos individuales. Requiere un deliberado esfuerzo mental volver a poner las cosas en orden en biología y recordar que los replicadores fueron los primeros, en importancia y en la historia.

Una manera de recordarnos nosotros mismos es reflejar que, incluso hoy, no todos los efectos fenotípicos de un gen van ligados al cuerpo individual en que reside. Es cierto que en principio, y también en la realidad, el gen se extiende más allá de los límites del cuerpo individual y manipula objetos del mundo exterior; algunos de ellos son inanimados; otros, seres vivientes y algunos están muy alejados de él. Con sólo un poco de imaginación podemos ver al gen sentado en el centro de una red radiante de poder fenotípico extendido. Y cualquier objeto en el mundo es el centro de una red convergente de influencias procedentes de muchos genes situados en muchos organismos. El largo brazo de los genes no conoce límites obvios. Todo el mundo está entrecruzado de flechas casuales que unen genes a efectos fenotípicos, lejos y cerca.

Es un hecho adicional, demasiado importante en la práctica como para ser llamado incidental pero no necesariamente lo bastante en la teoría como para calificarlo de inevitable, que estas flechas casuales se hayan agrupado. Los replicadores ya no van salpicados libremente por el mar; están empaquetados en enormes colonias, los cuerpos individuales. Y las consecuencias fenotípicas, en lugar de distribuirse uniformemente por el mundo, se han congelado en muchos casos en esos mismos cuerpos. Pero el cuerpo individual, que nos es tan familiar en nuestro planeta, no tiene por qué existir. La única clase de entidad que debe existir para que surja la vida, en cualquier lugar del universo, es el replicador inmortal.

BIBLIOGRAFÍA

ALEXANDER, R. D. (1961). Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets. *Behaviour* **17,** 130-223.

ALEXANDER, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5, 325-383.

ALLEE, W. C. (s.f.). *The social life of animals.* Heinemann, Londres.

ALVAREZ, F., DE REYNA, A., y SEGURA, H. Experimental broodparasitism of the magpie *(Pica pica). Anim. Behav.*

ARDREY, R. (1970). *The social contract.* Collins, Londres.

BASTOCK, M. (1967). *Courtship: a zoological study.* Heinemann, Londres.

BERTRAM, B. C. R. (1976). Kin selection in lions and in evolution. En *Growing Points in Ethology* (eds. P. P. G. Bateson & R. A. Hinde). Cambridge University Press, pp. 281-301.

BOOMER, W. F. (1970). The evolutionary significance of recombination in prokaryotes. *Symp. Soc. General Microbiol.* **20,** 279-294.

BROADBENT, D. E. (1961). *Behaviour.* Eyre and Spottiswoode, Londres.

BURGESS, J. W. (1976). Social spiders. *Sci.-Amer.* **234,** (3), 101-106.

CAIRNS-SMITH, A. G. (1971). *The life puzzle.* Oliver and Boyd, Edimburgo-

CAVALLI-SFORZA, L. L. (1971). Similarities and dissimilarities of sociocultural and biological evolution. En *Mathematics in the archaeological and historical sciences* (eds. F. R. Hodson *et al.).* University Press, Edimburgo.

CHARNOV, E. L. y KREBS, J. R. (1975). The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *Amer. Nat.* **109,** 107-112.

CLOAK, F. T. Jr. (1975). Is a cultural ethology possible? *Hum. Ecol.* 3, 161-182.

CULLEN, J. M. (1972). Some principles of animal communication. En *Nonverbal communication* (ed. R. A. Hinde). Cambridge University Press, pp. 101-122.

CULLEN, J. M. Estudio inédito sobre la teoría de la evolución no genética.

DARWIN, C. R. (1859). *The origin of species.* John Murrap, Londres.

DAWKINS, R. y CARLISLE, T. R. (1976). Parental investment, mate desertion and a fallacy. *Nature* ***262,*** 131-132.

DOBZHANSKY, T. (1962). *Mankind evolving.* Yale University Press, New Haven.

EHRLICH, P. R., EHRLICH, A. H., y HOLDREN, J. P. (1973). *Human ecology.* Freeman, San Francisco.

EIBL-ELBLESFELDT, I. (1971). *Love and hate.* Methuen, Londres.

ELTON, C. S. (1942). *Voles, mice and lemmings.* Oxford University Press.

FISHER, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection.* Clarendon Press, Oxford.

GARDNER, B. T. y GARDNER, R. A. (1971). Two-way communication with an infant chimpanzee. En *Behavior of non-human primates* (eds. A. M. Schrier and F. Stollnitz). Academic Press, Nueva York y Londres.

HALDANE, J. B. S. (1955). Population genetics. *New Biology* 18, 34-51.

HAMILTON, W. D. (1964). The genetical theory of social behaviour (I y II). *J. Theoret. Biol.* 7, 1-16; 17-32.

HAMILTON, W. D. (1967). Extraordinary sex ratios. *Science* 156, 477-188.

HAMILTON, W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. /. *Theoret. Biol.* 31,295-311.

HAMILTON, W. D. (1972). Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3, 193-232.

HAMILTON, W. D. (1975). Gamblers since life began: barnacles, aphids, elms. *Q. Rev. Biol.* 50,175-180.

HINDE, R. A. (1974). *Biological bases of human social behaviour.* McGraw-Hill, Nueva York.

HOYLE, F. y ELLIOT, J. (1962). *A for Andromeda.* Souvenir Press, Londres.

JENKINS, P. F. Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population. *Anim. Behav.*

KALMUS, H. (1969). Animal behaviour and theories of games and of language. *Anim. Behav.* 17, 607-617.

KREBS, J. R. The significance of song repertoires—the Beau Geste hypothesis. *Anim. Behav.*

KRUUK, H. (1972). *The spotted hyena: a study ofpredation and social behavior.* Chicago University Press.

LACK, D. (1954). *The natural regulation of animal numbers.* Clarendon Press, Oxford.

LACK, D. (1966). *Population sludie of birds.* Clarendon Press, Oxford.

LE BOEUF, B. J. (1974). Male male competition and reproductive success in elephant seals. *Amer.* Zoo/. 14, 163-176.

LEWIN, B. (1974). *Gene expression*—2. Wiley, Londres.

LIDICKER, W. Z. Jr. (1965). Comparative study of density regulation in confined populations of four species of rodents. *Researches on population ecology 1* (27), 57-72.

LORENZ, K. Z. (1966). *On aggression.* Methuen, Londres.

LORENZ, K. Z. (1966). *Evolution and modification of behavior.* Methuen, Londres.

LURIA, S. E. (1973). *Life—the unfinished experiment.* Souvenir Press, Londres.

MACARTHUR, R. H. (1965). Ecological consequences of natural selection. En *Theoretical and mathematical biology* (eds. T. H. Waterman y H. J. Morowitz). Blaisdell, Nueva York. pp. 388-397.

MCFARLAND, D. J. (1971). *Feedback mechanisms in animal behaviour.* Academic Press, Londres.

MARLER, P. R. (1959). Developments in the study of animal communication. En *Darwin's biological work* (ed. P. R. Bell). Cambridge University Press, pp. 150-206.

MAYNARD SMITH, J. (1972). Game theory and the evolution of fighting. En J. Maynard Smith *On evolution.* Edinburg University Press.

MAYNARD SMITH, J. (1974). The theory of games and the evolution of animal conflict. /. *Theoret. Biol.* 47, 209-221.

MAYNARD SMITH, J. (1975). *The theory of evolution.* Penguin, Londres.

MAYNARD SMITH, J. (1976). Sexual selection and the handicap principle. /. *Theoret. Biol.* 57, 239-242.
MAYNARD SMITH, J. (1976). Evolution and the theory of games. *Amer. Sci.* 64, 41-45.
MAYNARD SMITH, J. y PARKER, G. A. (1976). The logic of asymmetric contests. *Anim. Behav.* 24, 159-175.
MAYNARD SMITH, J. y PRICE, G. R. (1973). The logic of animal conflicts. *Nature* 246, 15-18.
MEAD, M. (1950). *Male and female.* Gollancz, Londres.
MEDAWAR, P. B. (1957). *The uniqueness of the individual.* Methuen, Londres.
MONOD, J. L. (1974). On the molecular theory of evolution. En *Problems of scientific revolution* (ed. R. Harré). Clarendon Press, Oxford, pp. 11-24.
MONTAGU, A. (1976). *The nature of human aggression.* Oxford University Press, Nueva York.
MORRIS, DESMOND (1957). «Typical Intensity» and its relation to the problem of ritualization. *Behaviour* 11, 1-21. *Nuffield Biology Teachers Guide IV* (1966). Longmans, Londres, página 96.
ORGEL, L. E. (1973). *The origins of life.* Chapman and Hall, Londres.
PARKER, G. A., BAKER, R. R., y SMITH, V. G. F. (1972). The origin and evolution of gametic dimorphism and the male - female phenomenon. *J. Theoret. Biol.* 36, 529-553.
PAYNE, R. S. y McVAY, S. (1971). Songs of humpback whales. *Science* 173, 583-597.
POPPER, K. (1974). The rationality of scientific revolutions. En *Problems of scientific revolution* (ed. R. Harré). Clarendon Press, Oxford, pp. 772-101.
ROTHENBUHLER, W. C. (1964). Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F_T and backcross generations to disease-killed brood. *Amer. Zool.* 4, 111-123.
RYDER, R. (1975). *Victims of science.* Davis-Poynter, Londres.
SAGAN, L. (1967). On the origin of mitosing cells. / *Theoret. Biol.* **14,**225-274.
SHEPPARD, P. M. (1958). *Natural selection and heredity.* Hutchinson, Londres.
SIMPSON, G. G. (1966). The biological nature of man. *Science* **152,**472-478.
SMYTHE, N. (1970). On the existence of «pursuit invitation» signals in mammals. *Amer. Nat.* **104,** 491-494.
TINBERGEN, N. (1953). *Social behaviour in animals.* Methuen, Londres.
TREISMAN, M. y DAWKINS, R. The cost of meiosis—is there any? / *Theoret. Biol.*
TRIVERS, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.* **46,** 35-57.
TRIVERS, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En *Sexual selection and the descent of man* (ed. B. Campbell). Aldine, Chicago-
TRIVERS, R. L. (1974). Prent-offspring conflict. *Amer. Zool.* **14,** 249-264.
TRIVERS, R. L. y HARE, H. (1976). Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* **191,** 249-263.
TURNBULL, C. (1972). *The mountain people.* Jonathan Cape, Londres.
WICKLER, W. (1968). *Mimicry.* World University Library, Londres.
WILLIAMS, G. C. (1966). *Adaptation and natural selection.* Princeton University Press, New Jersey.

WILLIAMS, G. C. (1975). *Sex and evolution.* Princeton University Press, New Jersey.

WILSON, E. O. (1971). *The insect societies.* Harvard University Press.

WILSON, E. O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis.* Harvard University Press.

WYNNE-EDWARDS, V. C. (1962). *Animal dispersion in relation to social behaviour.* Oliver and Boyd, Edimburgo.

WYNNE-EDWARDS, V. C. (1962). *Animal dispersion in relation to social behaviour.* Oliver and Boyd, Edimburgo.

YOUNG, J. Z. (1975). *The life of mammals.* 2.” edición. Clarendon Press, Oxford.

ZAHAVI, A. (1975). Mate selection—a selection for a handicap.. /. *Theoret. Biol.* 53, 205-214.

ZAHAVI, A. Reliability in communication systems and the evolution of altruism. En *Evolutionary Ecology* (ed. B. Stonehouse y C. M. Perrins). Macmillan, Londres.

ZAHAVI, A. Comunicación personal, cita autorizada.



"Somos máquinas de supervivencia, autómatas programados a ciegas con el fin de perpetuar la existencia de los egoístas genes que albergamos en nuestras células." Cuando se lee esta categórica afirmación de Richard Dawkins al comenzar el libro, quizá la primera reacción sea de incredulidad. Pero cuando se termina el último capítulo, es muy probable que el escepticismo haya desaparecido. Dawkins, zoólogo especializado en comportamiento animal y en teoría de la evolución, explica con profundidad y objetividad las bases evolutivas del comportamiento de los animales y del ser humano.
Esta nueva edición contiene numerosas notas al texto y dos capítulos adicionales: uno sobre evolución biológica de la cooperación social y otro sobre la dicotomía gen-organismo como sujeto de la evolución.

Richard Dawkins es profesor de etología (la ciencia que estudia el comportamiento animal) en la Universidad de Oxford. Es autor de numerosos artículos y publicaciones científicas sobre las relaciones entre la evolución y la conducta social de los animales.

El gen egoísta

R. Dawkins

5





El gen egoísta
Las bases biológicas de nuestra conducta

Richard Dawkins

Biblioteca Científica Salvat



"Somos máquinas de supervivencia, autómatas programados a ciegas con el fin de perpetuar la existencia de los egoístas genes que albergamos en nuestras células." Cuando se lee esta categórica afirmación de Richard Dawkins al comenzar el libro, quizá la primera reacción sea de incredulidad. Pero cuando se termina el último capítulo, es muy probable que el escepticismo haya desaparecido. Dawkins, zoólogo especializado en comportamiento animal y en teoría de la evolución, explica con profundidad y objetividad las bases evolutivas del comportamiento de los animales y del ser humano.
Esta nueva edición contiene numerosas notas al texto y dos capítulos adicionales: uno sobre evolución biológica de la cooperación social y otro sobre la dicotomía gen-organismo como sujeto de la evolución.

Richard Dawkins es profesor de etología (la ciencia que estudia el comportamiento animal) en la Universidad de Oxford. Es autor de numerosos artículos y publicaciones científicas sobre las relaciones entre la evolución y la conducta social de los animales.

El gen egoísta

R. Dawkins

5





El gen egoísta

Las bases biológicas de la nuestra conducta

Richard Dawkins

Biblioteca Científica Salvat

"Somos máquinas de supervivencia, autómatas programados a ciegas con el fin de perpetuar la existencia de los egoístas genes que albergamos en nuestras células." Cuando se lee esta categórica afirmación de Richard Dawkins al comenzar el libro, quizá la primera reacción sea de incredulidad. Pero cuando se termina el último capítulo, es muy probable que el escepticismo haya desaparecido. Dawkins, zoólogo especializado en comportamiento animal y en teoría de la evolución, explica con profundidad y objetividad las bases evolutivas del comportamiento de los animales y del ser humano.
Esta nueva edición contiene numerosas notas al texto y dos capítulos adicionales: uno sobre evolución biológica de la cooperación social y otro sobre la dicotomía gen-organismo como sujeto de la evolución.

Richard Dawkins es profesor de etología (la ciencia que estudia el comportamiento animal) en la Universidad de Oxford. Es autor de numerosos artículos y publicaciones científicas sobre las relaciones entre la evolución y la conducta social de los animales.

El gen egoísta

R. Dawkins

5

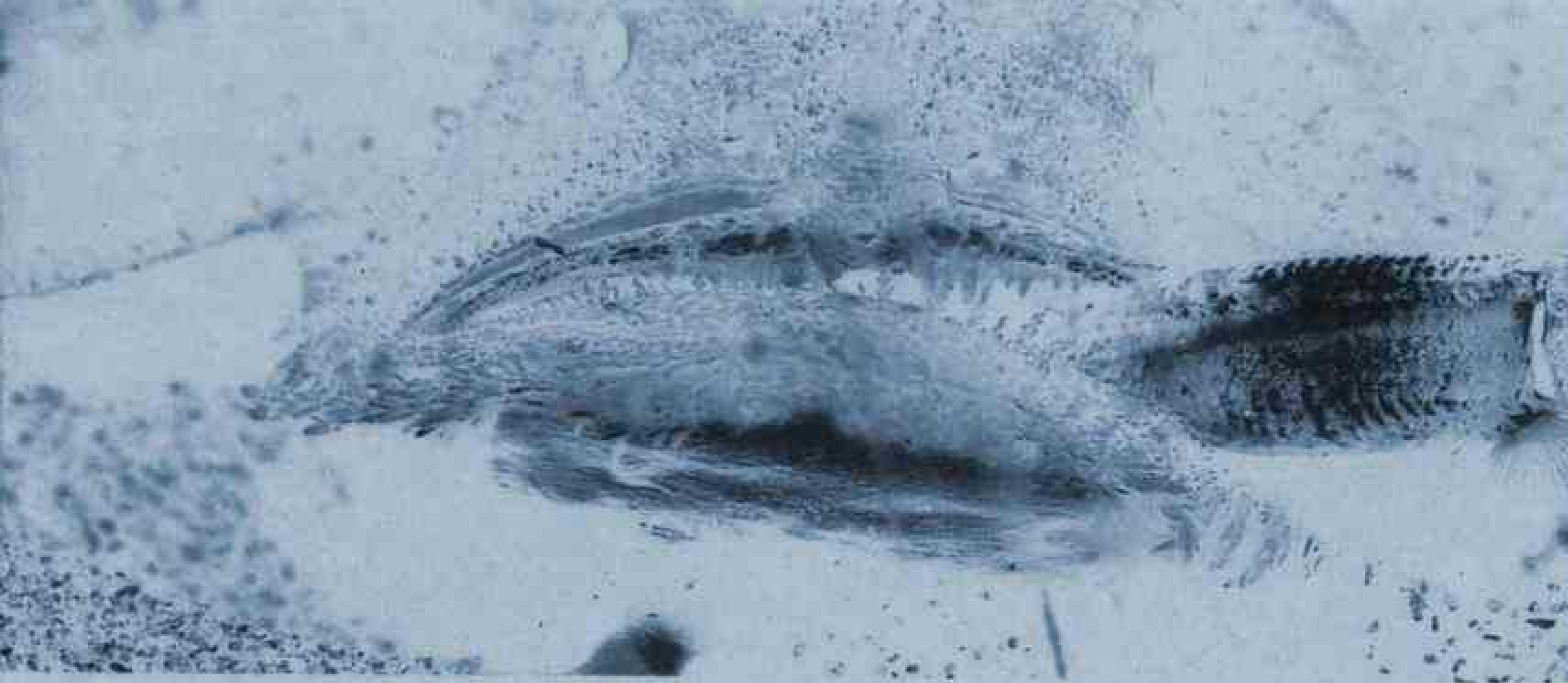


El gen egoísta

Las bases biológicas de nuestra conducta

Richard Dawkins

Biblioteca Científica Salvat



"Somos máquinas de supervivencia, autómatas programados a ciegas con el fin de perpetuar la existencia de los egoístas genes que albergamos en nuestras células." Cuando se lee esta categórica afirmación de Richard Dawkins al comenzar el libro, quizá la primera reacción sea de incredulidad. Pero cuando se termina el último capítulo, es muy probable que el escepticismo haya desaparecido. Dawkins, zoólogo especializado en comportamiento animal y en teoría de la evolución, explica con profundidad y objetividad las bases evolutivas del comportamiento de los animales y del ser humano.
Esta nueva edición contiene numerosas notas al texto y dos capítulos adicionales: uno sobre evolución biológica de la cooperación social y otro sobre la dicotomía gen-organismo como sujeto de la evolución.

Richard Dawkins es profesor de etología (la ciencia que estudia el comportamiento animal) en la Universidad de Oxford. Es autor de numerosos artículos y publicaciones científicas sobre las relaciones entre la evolución y la conducta social de los animales.

El gen egoísta

R. Dawkins

5





El gen egoísta

Las bases biológicas de nuestra conducta

Richard Dawkins

Biblioteca Científica Salvat

"Somos máquinas de supervivencia, autómatas programados a ciegas con el fin de perpetuar la existencia de los egoístas genes que albergamos en nuestras células." Cuando se lee esta categórica afirmación de Richard Dawkins al comenzar el libro, quizá la primera reacción sea de incredulidad. Pero cuando se termina el último capítulo, es muy probable que el escepticismo haya desaparecido. Dawkins, zoólogo especializado en comportamiento animal y en teoría de la evolución, explica con profundidad y objetividad las bases evolutivas del comportamiento de los animales y del ser humano.
Esta nueva edición contiene numerosas notas al texto y dos capítulos adicionales: uno sobre evolución biológica de la cooperación social y otro sobre la dicotomía gen-organismo como sujeto de la evolución.

Richard Dawkins es profesor de etología (la ciencia que estudia el comportamiento animal) en la Universidad de Oxford. Es autor de numerosos artículos y publicaciones científicas sobre las relaciones entre la evolución y la conducta social de los animales.

El gen egoísta

R. Dawkins



5



El gen egoísta

Las bases biológicas de nuestra conducta

Richard Dawkins

Biblioteca
Científica
Salvat

"Somos máquinas de supervivencia, autómatas programados a ciegas con el fin de perpetuar la existencia de los egoístas genes que albergamos en nuestras células." Cuando se lee esta categórica afirmación de Richard Dawkins al comenzar el libro, quizá la primera reacción sea de incredulidad. Pero cuando se termina el último capítulo, es muy probable que el escepticismo haya desaparecido. Dawkins, zoólogo especializado en comportamiento animal y en teoría de la evolución, explica con profundidad y objetividad las bases evolutivas del comportamiento de los animales y del ser humano.
Esta nueva edición contiene numerosas notas al texto y dos capítulos adicionales: uno sobre evolución biológica de la cooperación social y otro sobre la dicotomía gen-organismo como sujeto de la evolución.

Richard Dawkins es profesor de etología (la ciencia que estudia el comportamiento animal) en la Universidad de Oxford. Es autor de numerosos artículos y publicaciones científicas sobre las relaciones entre la evolución y la conducta social de los animales.

El gen egoísta

R. Dawkins

5



El gen egoísta

Las bases biológicas de la nuestra conducta

Richard Dawkins

Biblioteca
Científica
Salvat

"Somos máquinas de supervivencia, autómatas programados a ciegas con el fin de perpetuar la existencia de los egoístas genes que albergamos en nuestras células." Cuando se lee esta categórica afirmación de Richard Dawkins al comenzar el libro, quizá la primera reacción sea de incredulidad. Pero cuando se termina el último capítulo, es muy probable que el escepticismo haya desaparecido. Dawkins, zoólogo especializado en comportamiento animal y en teoría de la evolución, explica con profundidad y objetividad las bases evolutivas del comportamiento de los animales y del ser humano.
Esta nueva edición contiene numerosas notas al texto y dos capítulos adicionales: uno sobre evolución biológica de la cooperación social y otro sobre la dicotomía gen-organismo como sujeto de la evolución.

Richard Dawkins es profesor de etología (la ciencia que estudia el comportamiento animal) en la Universidad de Oxford. Es autor de numerosos artículos y publicaciones científicas sobre las relaciones entre la evolución y la conducta social de los animales.

El gen egoísta



El gen egoísta

Las bases biológicas de nuestra conducta

Richard Dawkins

Biblioteca Científica Salvat